

# 细胞与能

R. A. 戈德斯比 著

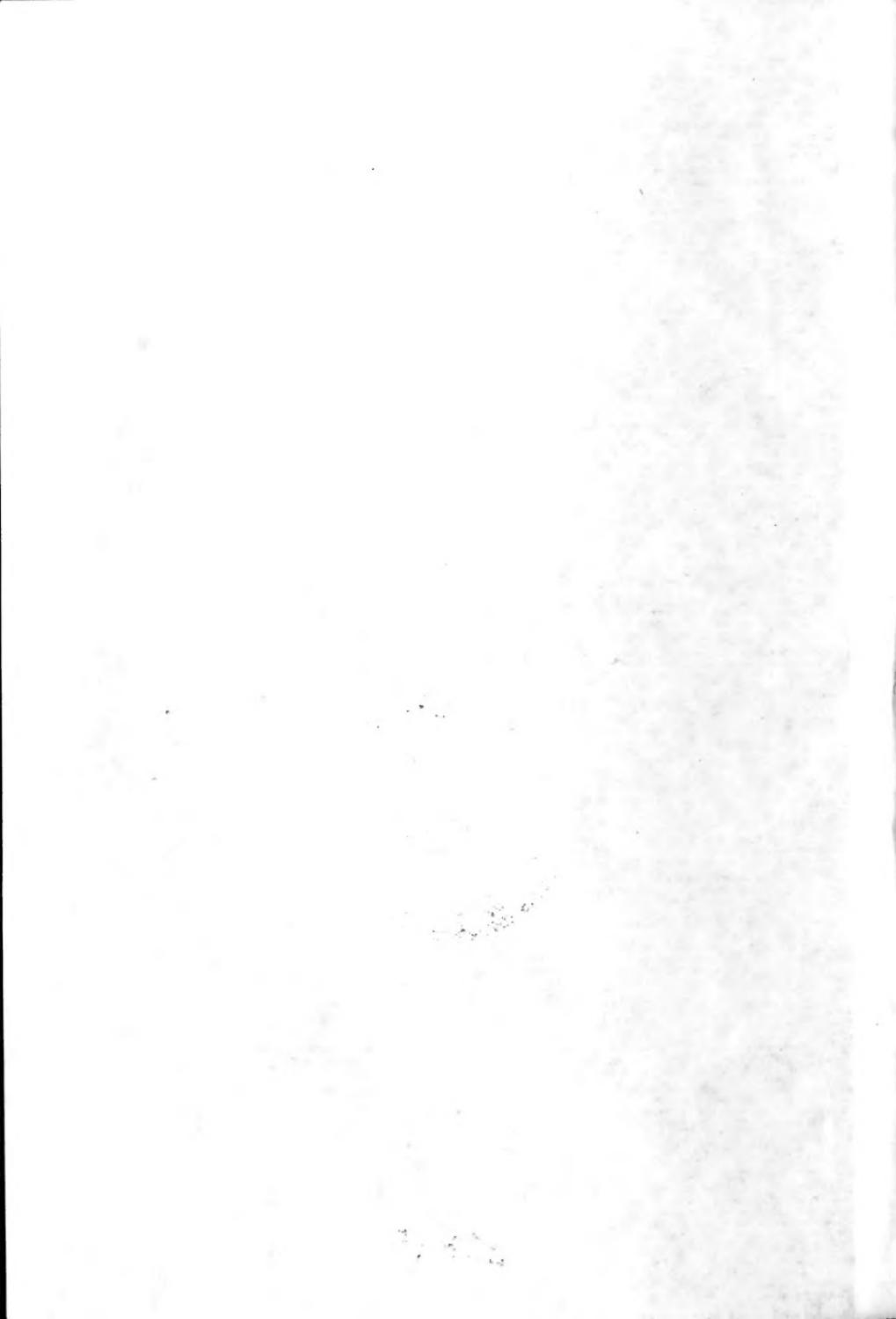
科学出版社



# 細胞活力

細胞活力測定法

細胞活力  
測定法



58.1573

552

内 容 简 介

# 细 胞 与 能

R. A. 戈德斯比 著

张镜宇 译

汪开治 校



科 学 出 版 社

1984

中科院植物所图书馆



S0015429

23849

## 内 容 简 介

细胞如何产生和利用能量是生命化学中的重大课题，涉及到代谢调控、遗传信息的保持和表达、酶学、蛋白质的结构与合成，甚至生命起源等重要方面。本书从概括地介绍生命的化学起源、细胞的分子结构和功能开始，结合近十年来分子生物学和化学的新进展，对这一问题作了简要阐述，是一本入门书。可供生物学初级研究人员和大专院校生物系各专业师生阅读。

Richard A. Goldsby  
CELL AND ENERGY  
Macmillan Publishing Co., 1977.  
2nd ed.

## 细 胞 与 能

R. A. 戈德斯比 著

张镜宇 译

汪开治 校

责任编辑 姜梦兰

科学出版社 出版

北京朝阳门内大街137号

中国科学院条件印刷厂印刷

新华书店北京发行所发行 各地新华书店经售

1984年9月第一版 开本：787×1092 1/32

1984年9月第一次印刷 印张：5 5/8

印数：0001—9,100 字数：125,000

统一书号：13031·2669

本社书号：3673·13—10

定价：0.90元

1885

## 序

自从《细胞与能》一书第一版问世以来的十年中，生物化学作为一门动态的学科领域，正如人们所期望的那样，涌现出大量新资料和许多新概念。这个修订版所增补的新材料有不少内容，虽然不是全部，就是属于过去十年中分子生物学和化学的新进展。

这一版的大部分新材料，将在“细胞的本质”和“生命的起源”等章节中看到。我相信，关于细胞及生命之细胞基础的讨论，将是论述细胞如何产生和利用能量的有用开端。我还认为，概括地阐述一下人们所知的和设想的关于生命的化学起源，将会有助于搞清生物化学与遗传系统的基本过程——进化之间的关系。

这本小册子的其余部分是围绕着能量的产生和利用这些概念而编写的。这些概念给有关代谢调控、遗传信息的保持和表达、酶学，以及蛋白质结构与合成等的讨论，提供了一个统一的蓝图。显然，著者无法把详尽的生物化学教科书中的每一个课题都收入这本简略的小册子之中。我的目的是要介绍生物化学的一些概念，并指出生物化学工作者最关心的一些问题。我希望这本入门性质的书籍将激励本书的主题——生命之化学的读者去进行深入一步的研究。

R.A. 戈德斯比



## 目 录

第一章 生命的起源	( 1 )
自然发生论及其演变 史	( 1 )
几种相互竞争的理 论	( 5 )
化学进化	( 8 )
别的世界有生 命吗?	( 13 )
恒星和行星的起源	( 13 )
太阳系之外的其它星体世 界	( 16 )
智慧生命的展 望	( 17 )
第二章 化学语言	( 22 )
原子与分 子	( 22 )
化学符号语 言	( 27 )
分子结构简 介	( 29 )
一些有生物学意义的化学物 质	( 33 )
由少成多	( 41 )
一些生物学上重要的功能基团	( 42 )
酸-碱关系	( 44 )
第三章 细胞的本质	( 49 )
真核细胞与原核细 胞	( 53 )
细胞器的结构和 功能	( 55 )
真核细胞的起 源	( 67 )
第四章 生物能学	( 77 )
能量的守恒和转 换	( 77 )
生物 能与ATP	( 79 )
ATP的作用 和合 成	( 82 )
氧化还原作用与能的产 生	( 83 )
人体系统中能的利用	( 85 )
第五章 生物催化作用	( 88 )

催化作用和催化剂	( 89 )
蛋白质的性质	( 91 )
蛋白质的作用	( 96 )
酶的性质和专一性	( 99 )
影响酶活性的因素	( 101 )
酶活性的控制	( 105 )
<b>第六章 发酵与呼吸</b>	( 108 )
乙醇发酵	( 108 )
糖原酵解	( 112 )
呼吸与氧化磷酸化	( 114 )
分室化	( 121 )
作为能源的其它分子	( 123 )
<b>第七章 光合作用</b>	( 129 )
光合作用过程	( 129 )
光的本质	( 131 )
光能的捕获和转换	( 132 )
电子流与光合作用	( 136 )
波长与光合电子传递	( 139 )
光合作用中碳周转的途径	( 140 )
<b>第八章 能与生物合成</b>	( 145 )
DNA的功能与生物合成	( 145 )
RNA与蛋白质合成	( 151 )
多糖的合成	( 158 )
脂肪的合成	( 159 )
小结	( 160 )
<b>第九章 代谢调控</b>	( 161 )
指令水平上的调控	( 161 )
代谢水平上的调控	( 166 )
小结	( 171 )
<b>推荐读物</b>	( 172 )

# 第一章 生命的起源

生命是从何处以及如何来到世上的？历史上记录了许多企图回答这个最古老的问题的答案，世界上几大宗教也都对这个问题作出了富有诗意的回答。印度传说中有一位永恒的和不朽的神Vishnu，是他搅动了原始的海，海的翻腾产生了来去匆匆的生老病死的生命类型——植物和动物。《创世纪》第一章告诉我们，是上帝先创造了天和地，又创造了草木果树、虫鱼鸟兽，最后创造了人\*。

印度传说和基督教的这些叙述，都确认生命的起源是大自然中一种超自然意志的体现。它们告诉了我们生命有起源，但未告诉我们生命如何起源。因此，关于生命如何起源问题的详细答案必须到印度教吠陀经和基督教圣经之外去寻找。

## 自然发生论及其演变史

历史上记载了一些有关生命起源的解释，对于这种解释我们现在确实感到奇怪。伟大的希腊哲学家亚里士多德(Aristotle, 公元前384—322年)观察到土壤、麦秆或废弃物等似乎并不存在有生命的东西，假如任其自行放置一段时间，常常孳生出活跃的和繁多的虫子群。他相信，如果条件合适，这些造物就会自然地产生出来。他认为，不但昆虫，

\* 此处原文是一段圣经，译文只译出其大意，未全部照译。——译者注

而且高等类型的生命，如鱼类、爬行动物以及小鼠等也能够从适宜的潮湿土块或合适的污物堆中自然地产生出来。他甚至认为，人类自己也是从低等的原始物起源的，最初是在一滩淤泥里出现的蠕虫样的生物，然后才发展成人类。

亚里士多德关于复杂的生命类型从无生命物质自然产生的观点，持续存在于整个中世纪。事实上，Van Helmont (1577—1644)，一位以其关于光合作用的卓绝和定量的实验而著称于世的荷兰科学家，在他的著作中还有着一个关于小鼠自然发生的秘方呢！Van Helmont 的一种原生汤的处方指出，取一些小麦、麦秆和旧布，最好还有一两件肮脏的内衣，加一点水，然后把它们整个儿放在僻静的地方，历时几天就会产生出小鼠来。Van Helmont 还进一步骇人听闻地指出：他深信这些小鼠是从他的谷物和脏衣服的奇特的混合物中自然产生的。而且这些从培养器皿中生长出来的小东西，没有一星半点的畸形，也不是行尸走肉，它们的躯体是完整的，行动是活泼的。

认为大而复杂的生命类型是从无生命的物质形成的观念是一种幼稚的观念。很明显，采用最起码的科学方法，就能够很容易地证明这种观念是不真实的。事实上，在Van Helmont 死后不久，自然发生的观点就受到了来自意大利医生 Francesco Redi (1626—1697) 的实验的第一次沉重的打击。在Redi那个时代，关于煮过的肉能够自然地生出蛆来的信念是被普遍承认的。这种看法来源于根据不严格的“日常感性认识”所取得的经验。曾被人们广泛见到的是，如果取一点显然没有蛆虫的肉，并将它们在温暖的地方放置几天，往往在肉里会有蛆虫出现。因为它们在肉里原先并没有，而且也没有谁把它们放进肉里去，所以用眼光短浅的逻辑推理，就引出它们是自然发生出来的结论。Redi却用出

色而简单的实验证明了，肉里的蛆虫是由苍蝇所生的卵长出来的。如果盖上盛肉的容器以隔绝苍蝇，则不管肉块腐烂到何等地步，也不会有蛆虫长出来。反之，如果使肉块原样不动地暴露在开放的容器中，则必然受到许多意大利蝇群的光顾。几天之内，这些蝇所产生的卵就孵化了，由此生出了密密麻麻的一大群蠕动着的蛆虫。诸如此类的种种实验，瓦解了那种认为象小鼠、苍蝇和蛇之类复杂的生命类型是通过自然发生而起源于无生命物质的观念。因此，自然发生的观念，在那些了解Redi的著名实验的人们中间，偃旗息鼓了几年之久。

然而，在十七世纪后期，自然发生论这种观念又因一个被誉为发展了显微镜的荷兰科学家Anton van Leeuwenhoek (1632—1723) 的工作而复活了。在1683年，他的仪器已经改进得足以使他能够观察到巨大数量和种类的微生物，这些生物非常小，以致肉眼检视不出。因为这些微生物似乎是突然地大量出现在预备进行发酵以酿造啤酒或果酒的果汁和植物汁液中的，于是有人就抬出自然发生论，来解释这些微生物的出现。

在那些极力主张用自然发生论来解释肉汤中出现微生物的人们当中，有著名的威尔士牧师John Needham (1713—1781)。Needham做了些实验，在这些实验中他证明了：甚至煮沸过的羊肉汤仍然能有微生物繁茂地生长。他说，观察到的这些现象，只能解释为自然发生。一位意大利牧师Lazzaro Spallanzani (1729—1799)，对于Needham的结果则有另外的解释，说这是技术不严密的结果。在他的实验中，肉汤煮得时间更长，往往有几个小时，并且按排除空气污染的方法处理，结果从不会有微生物产生。在Needham和Spallanzani的争论中，不但肉汤在沸腾，而且矛盾

也白热化起来，两位研究家还互相写了许多愤怒及呵斥的信件。只是由于Spallanzani在意大利，而Needham在英格兰，距离把他们分隔开，使得决斗不方便，才得以在他们的长时间的、尖刻的、有时又常常是相互挖苦的激烈争论中，仅仅有墨水的泼溅，而未出现鲜血的喷射。在对Spallanzani的一次特别挖苦的攻击中，Needham甚至提出，Spallanzani之所以在其煮过的肉汤中找不到微生物，是因为他愚蠢地将肉汤加热过了头，从而“损伤”了其中的生命要素的结果。Needham指责道，Spallanzani仔细封闭了他的瓶子来防止空气中污物的进入，同时也就阻止了他认为必不可少的生命之赐与者——空气的进入。直到十九世纪中叶还在进行着论战。

可以同查理士·达尔文 (Charles Darwin) 争夺“空前伟大的生物学家”称号的法国科学家路易·巴斯德 (Louis Pasteur, 1822—1895) 解决了有关微生物短期内自然发生这一问题。巴斯德首先证明了空气确实是一个微生物悬浮体，这些微生物能够感染灭过菌的肉汤，随后繁殖起来。以后他又证明，如果把灭菌的空气引入灭过菌的肉汤，是长不出什么来的。然而，这同样的肉汤，若与未灭菌的肉汤接触之后，则会发育出微生物群来。

巴斯德以卓绝而明晰的实验证明，像细菌、酵母及其它霉菌这样的微生物是不能由无生命物质形成的。正象Redi的实验否定了那种认为复杂生命类型起源于无生命物质的观念一样，巴斯德的这些实验摧毁了关于微生物自然起源于无生命物质的观念。巴斯德本人给自己实验的重要性的评价是：“自然发生学说经过这些简单实验的致命打击以后，永远不会复活了。”

自然发生观念表明是一具顽强的和保有生机的僵尸。它

躺在被巴斯德将其葬入的那个墓穴中，经过了半个多世纪以后，在廿世纪二十年代，又像圣经中的Lazarus<sup>\*</sup>一样爬了起来，并且还比以前更强壮了。已经死亡过一次的自然发生假说之复活，是分别由两位人物独立地完成的，他们是有才华的俄国化学家A.E.Oparin和英国天才的J.B.S.Haldane，(1892—1964)。这两位科学工作者并不是恢复短时期(几天、几个月或几年)的自然发生论的早期概念的原状；相反，他们设想了一个漫长的化学进化过程，这个过程延续了几千万年甚至几十亿年，最后导致简单生命的出现。

## 几种相互竞争的理论

作为对生命起源的一种解释，自然发生观念顽强地以这种或那种形式继续坚持下来，这委实毫不奇怪。事实上，它是使生命起源问题得以进行科学的研究的唯一观点。解释地球上生命起源可能情况的代表性理论有三种：

1. 特创论；
2. 迁居论；
3. 自然发生论。

第一种解释特创论是把生命起源归因于超自然力量的干预。圣经的《创世纪》篇中关于创造世界的叙述就是特创论的一个例子。显然，科学是没有办法依仗超自然神物的作用而建立或反驳一种生命起源理论的。科学的推理是以称为自然定律所支配的假设为基础的。自然定律乃是自然界中一直可观察到的范型或关系所做的正式表述。例如，重力定律就是关于任何两个具有质量的物体互相吸引这一事实的正式

• 《约翰福音》第十一章中的一个死而复生的人。——译者注

表述；因此，可以确切无疑地估计到，苹果向地面降落而不会飞上云端。可是，顾名思义，超自然的力量是逍遥于自然定律的约束之外的，因此不能期望它的作用永远适合于一贯服从自然定律的推理的规范。

关于生命存在于地球的第二种解释是迁居论。迁居假说认为，我们今天在地球看到的生命起源于从宇宙中的另外地方来的生命类型。提出这种观点的第一个人是杰出的瑞典化学家Svante Arrhenius (1859—1927)，他在接近十九世纪末期时，提出了泛生论 (panspermia)。Arrhenius认识到，在地球上看到的许多类型的细菌和霉菌都可以产生称为孢子的小体，它们只有在显微镜下才能看到，而且重量极轻。这些孢子很容易到处传播，并且在适宜的环境中萌发形成新的细菌菌落或霉菌菌落。Arrhenius认为，由宇宙的其它部分里的生物所产生的孢子或类孢子小体，可凭借光的压力从一个行星传到另一个行星——实际上确实可以从一个恒星的行星系统传到另一个恒星的行星系统。他进行了精心的计算，指出由光束产生的压力，尽管非常小，经过长期的时间过程，仍足以推动孢子样的小体通过太空。Arrhenius提出，我们今天在地球上看到的生命类型的祖先，并不是通过自然发生过程在地球上产生的，而是从宇宙的某一别的部分或某些别的部分穿过太空迁居于地球的天外来客——孢子样小体。自Arrhenius那个时代起，地球上生命起源的迁居学说便以戏剧性的形式而风行一时。有些人提出，智慧生物从距离地球若干光年<sup>1)</sup>远的另一个世界定期地造访地球。

在多年以前引起争论的畅销书《上帝的马车》中，Eric

---

1) 当然，一个光年是指一束光以每秒186,000英里的速度行进一年所走的距离，代表 $5.88 \times 10^{12}$ 英里的距离。

von Daniken提出，许多古代文明的民间传说和神话，以印象主义的形式记载了想象的太空旅行家最近的来访。他甚至提出，古代建筑的巨大工程，例如埃及金字塔和墨西哥托尔泰克（Toltec）文明中的巨大的和精致的石方工程\*，实际上是天外来客建造的。假如这样的访问真的发生过，这就可以推想，生命在地球上已被谨慎地繁殖，这情况就象人们在园地中播种或在池塘里养鱼那样。在这样一幕戏剧性的事件中，甚至并不需要有任何一位星际的Johnny Appleseed\*\*来谨慎地给贫瘠不毛的行星播种生命。我们今天在地球上看到的生命，可能代表被漫不经心地丢弃在垃圾里的细菌的后裔，这垃圾则是几十亿年以前从别的世界来的旅游者，在我们称之为太阳的恒星外数第三的行星\*\*\*上停留期间进行野餐时遗留下来的。

迁居学说在科学工作者中间拥有虽为数很少，却十分愿意为之献身的虔诚信徒。这种学说，不论其是否合乎真实情况，问题在于它并没有真正说明生命起源的问题。把地球上的生命说成是从来自宇宙别的地方的生命类型演化而成的，只不过是把生命的起源问题向后推了一步而已。生命是在地球上出现的，还是在100,000光年距离以外的另一个星系中

- 
- 托尔泰克人以及中美洲各古老民族所创造的历时两千年之久的文明，也是以巨大的石方工程金字塔建筑艺术为标志的。这就是墨西哥和中美洲的金字塔。——译者注
  - Johnny Appleseed，即约翰·查普曼(John Chapman, 1774—1845)，是一个有民族感和事业心的果树培育家。自1801年起从Allegheny地区到Ohio州中北部，在该地开拓之前，他就建立了一系列苹果树园，在Ohio州中北部花了大约25个年头。由此成为将苹果种子带入美国并在美国大量繁殖果树的传奇式人物。“Johnny Appleseed”是人民赠给他的美称。“Johnny”是“John”的爱称，而“Appleseed”意思是“苹果种子”或“播种苹果（的人）”。——译者注
  - 即指地球。——译者注

出现的，这只是一个在何处起源的问题，并不是一个如何起源的问题。于是，我们所面临的又是自然发生论的观点。有关这种观点的最有科学价值的阐述，当推Oparin-Haldane假说。现将这一假说详细介绍于下。

## 化 学 进 化

回顾Oparin关于化学进化论的陈述，我们就可以认识到化学进化论的精髓。1924年Oparin写道：

在活的有机体与无生命的物质之间，没有根本性的差别……生命所特有的表现和性质的复杂组合，必然是在物质的进化过程中形成的……首先，有了有机物质的简单溶液，其行为决定于其成分——原子的性质，以及这些原子在分子结构内的排布情况。但是逐渐地，由于分子的发展和复杂性增加，新的特性出现了，从而有一种新的……规范被施加于较简单的有机化学关系之上。这些新的特质是由……分子所决定的……在这一过程中，生物的规范明显地表现出来。竞争性的生长速度、生存竞争，以及最后是自然选择，决定了现代生物所特有的这样一种物质组织结构形式。

从这段化学进化假说的叙述中，可以清楚地看出，生命确是起源于无生命物质。然而，生命的起源并不是一个能够追踪到特定的顷刻时间的突然事件，而是发生于地球上的一个经历了难以想像的漫长时间的逐渐的演变过程。在化学进化论的系统阐述中，Oparin和Haldane（他们各自完全独立地提出了这种观点）认为，原始地球所处的环境与我们今天的世界各处存在的环境相差甚远。

原始地球是一个炽热的，狂暴的世界。没有当今世界例如山峦和海洋这些习见的地球特征。大气也不是我们今天能够怡然呼吸于其间的那种习见的大气，而是一种由甲烷、氨、

氢（它们已不是地球大气的主要成分了）和水蒸汽的混合气体。构成今日大气之大部分的氮气和维持生命的氧气，只是原始地球大气的次要成分。

原始地球大气中的大量水蒸汽以及多变的温度结合起来构成蒸发和冷凝聚的极快循环。这就意味着经常有暴风骤雨席卷着地球表面的大部分地区。在这种暴风雨当中形成的，或是由于象陨石这样的物体穿过大气（这在那一时期的地球上是经常发生的）而形成的静电性，会使剧烈的电暴成为常事。火山的活动，除了对于地壳的重新定形很重要，以及促使熔融岩浆常规地而不是偶尔地流动以外，还提供了若干局部化的强烈的热能源。原始存在的相当大量的放射性同位素通过衰变提供了另外的能量。最后，行星表面沐浴在强烈的紫外光照射之中。照射在原始地球表面的紫外辐射剂量，足以杀死现今地球表面和上空存在的一切生命。今天照射在地球表面的紫外光已少得多了，这不是因为太阳减少了它的紫外光放射，而是因为我们的含氧量高的大气已经形成了一个能滤掉太阳的大部分紫外辐射的臭氧保护层。因此，原始地球是一个不毛之地的世界，它具有与现在截然不同的大气，具有丰富的热能来源，它沐浴在紫外光之中，而且经受着当今世界所无法匹敌的巨大电暴。

鉴于原始地球的环境，Oparin和Haldane的结论都认为，从大气和地面得到的能量足以引起大气中的各种气体发生反应，从而形成有机化合物。同时，这些有机化合物随着浓度的升高，它们彼此之间就会相互反应，从而产生了更复杂的有机化合物。在简单的有机化合物中，有许多是生命体系所特有的物质，例如氨基酸（蛋白质的构成成分）和糖等。蛋白质分子在细胞中发挥着各种各样的功能，重要的有催化作用，这种作用可以加速或控制生物体系中的反应速

度，从而使生命活动得以实现。糖是重要的有机化合物，因为它们是今天的生命类型的能量来源，也是生物体系基本结构单位的组成部分。由简单的有机分子聚合而成的复杂有机化合物有核酸，即RNA和DNA。它们是生命体系的携带信息的分子和基因的原料，亦即携带着决定有机体基本形态和行为的信息，并把这些信息通过遗传机制从一个世代向下一个世代传递的载体。

Oparin和Haldane的化学进化假说所依据的设想是：在适宜环境的影响下，所有这些重要的有机分子是可以形成的，并且随着时间的推移，这些分子就会发生一系列的相互作用，最后形成生命体系。这种自然发生假说，当其在二十世纪二十年代被提出来的时候，未被科学界马上接受。科学家们是有怀疑的。因为按Oparin和Haldane的见解，象氨基酸和糖这样的有机化合物分子的形成都会在没有任何干预之下自然地发生，而这在当时所能掌握的实验室条件下，即使是一个技艺高超的化学家也是极难做到或不可能做到的。

直至1953年，才由Stanley Miller，一位在诺贝尔奖金获得者、化学家Harold Urey领导下工作的大学研究生，完成了一项卓越的实验，来验证Oparin和Haldane假说的基本设想——有生物意义的分子能够在假定的条件下，从简单的原始物质形成。Miller在如图1.1所示的器皿中重建了含有甲烷、氨和水的原始地球大气，并加热到121℃（水在100℃时煮沸）24小时灭菌。这一步骤是必需的，因为只有这样才能确切无疑地肯定，这种大气中的气体转变成有机化合物并不是由于在实验装置中可能存在的污染的微生物的作用所致。灭菌之后，通过实验装置上部钟罩内包含的大气进行火花放电。经过七天之后，停止放电，并分析实验装置中的内含物，以确定是否有有机化合物产生。此实验对Oparin-

Haldane假说的基本设想给予了巨大的和明确的支持。七天后，在烧瓶内发现了许多象征生命系统特征的分子。这些分子包括不只一种而是四种不同的氨基酸，另外还有尿素——一种在许多生物系统中都能找到的化合物。Miller的著名实验的意义是很清楚的：如果给予特定的混合气体、充分供应的能量和足够的时间，那些构成生物系统的典型的有机化合物就会自然地产生出来。

在Miller的先驱性实验工作之后的年代中，别的实验工作在模拟原始地球的条件下，完成了不仅是简单的有机化合物，而且是更加复杂分子的形成。其中有些复杂分子与生命系统中发现的蛋白质和核酸颇为相似。例如，Sidney Fox<sup>\*</sup>及其合作者已证明，氨基酸的混合物当加热时能进行反应，在这种反应中，这些分子可以相互连接起来形成类似蛋白质的分子。

在历时十多年的一系列实验中，Cyril Ponnamperu-

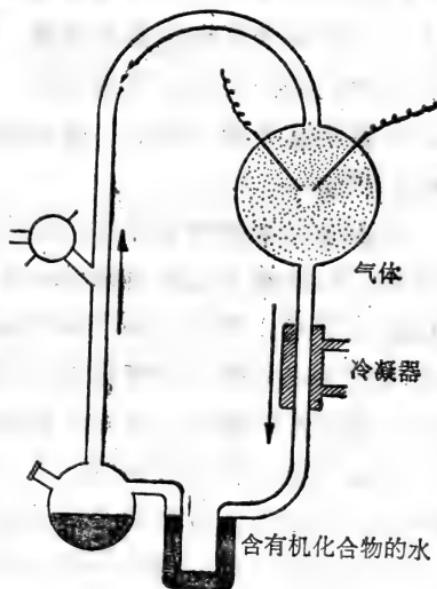


图1.1 用于有机化合物无生源合成实验的  
Stanley Miller装置

\* Sidney Fox, 美国迈阿密大学的化学家。他是在十分灼热、干燥条件下（认为这种条件就是原始地球火山爆发时熔岩浆喷流过后情况的可能模拟），把氨基酸连接成链的。他把这些链形成的微小颗粒称之为“生命的原型”或“细胞的前身”。——译者注

ma<sup>\*</sup>及其同事们证明，几种能源（包括紫外光和火花放电）的结合使用，在模拟原始地球的条件下，不但能形成氨基酸，而且能形成糖以及由糖组成的更复杂的分子。其中特别令人感兴趣的是报告了核苷酸的形成，因为核苷酸是构成核酸的单位。不仅如此，Pannamperuma实验室的工作者们还能将三个或四个核苷酸装配成小的多核苷酸（高达6个核苷酸的一条链）。这种成就是一个重要的开端，但是这种多核苷酸远比从生命体系中发现者短得多。生物系统中的核酸是成千上万个核苷酸互相连接成的链。然而，从最近的迅速发展来看，我们或许可以乐观地预料：在今后的几年之内，我们可以目睹在非生源（即没有生物系统参与的）条件下大分子核酸的产生。

过去十二年来对简单的和复杂的有机分子非生源性生成的证实，已迫使人们对Oparin-Haldane的生命起源假说予以认真的考虑。他们的观点是把地球上生命的发展看作是持续达亿万年之久的化学进化过程的结果，这种观点是对生命起源的最合理的解释。不过，Oparin-Haldane的观点，以及化学进化论领域中其后的研究工作者们给这种观点所做的修改，都还不能看作是最后的证实。今天确实还没有一种实验手段能够验证所假设的化学进化顺序中的最终步骤和大多数关键性步骤。这里所说的最终步骤就是指产生生命类型的第一步。现在还没有人知道如何设计出一种合适的条件，这种条件能够自然地导致被认为是有生命的自我复制系统的产生。倘若有另一个太阳系的行星，其化学进化恰好是处在产生生物种类的过程之中，那么直接观察这个行星，便可得到

---

\* Cyril Ponnampерuma, 美国马里兰大学的化学家。他于1978年在格陵兰发现了三十八亿年前的分子化石，同活细胞极为相似。——译者注

有关Oparin-Haldane的自然发生假说的一个令人信服的证明。可是我们知道，做这样的观察，在最近的将来是没有可能实现的，所以生命起源的问题必定仍要间接地探讨。因此十分明显，不管研究手段多么巧妙，实验技术多么高超，也不管研究者所做的分析多么精辟，要最后证实Oparin-Haldane的关于地球上生命起源假说的正确性，在今后仍将 是科学所力不能及的。

### 别的世界有生命吗？

Oparin-Haldane假说的核心内容是，若给予适宜的环境和足够的时间，化学进化最终必然会导致生命。这个观点的一个必然的推论就是如下的设想：在宇宙的任何地方，这样的环境若已存在了足够长的时间，我们就能够指望找到生命。这是一个令人神往的设想。Oparin-Haldane假说使得我们可以预期，假如在宇宙的另外地方还存在地球样的行星的话，那么其中的一些行星就有可能寄居着生命类型，某些类型甚至有可能是智慧的生命。果真有别的类似地球的行星在宇宙中存在吗？对这个问题的正确答案需要考虑行星的本质及其起源，继而还包括恒星及其太阳系起源的问题。

### 恒星和行星的起源

在整个宇宙中遍布于各处的是气体云，它们高度稀薄，大部分由氢气（宇宙中最丰富的元素）组成。有些气体云形体巨大，从这一端到另一端长达 $10^{13}$ 英里。这是一个非常遥远的距离，以每秒钟186,000英里速度行进的光线，要花两年才能从这样一个气云的一端走到另一端。由于组成原子之间

的万有引力，弥散的气体团块不时地进行收缩。在顺利的情况下，气云能够收缩到直径降为一亿英里大小。随着它的收缩，其内部温度(原来不超过零下100℃)升高。温度升高是由于气云的组成原子彼此愈来愈靠近，从而原子碰撞频率增加所致。随着万有引力收缩过程的发展，越益致密的星云的内部温度就进一步升高。当温度达到100,000℃时，原子间的碰撞的高能使得带正电荷的原子核和与其相伴存的带负电荷的电子分离开来。随着收缩的继续，原子核间碰撞烈度增加，直至温度达到二千万度，就形成一种新型的相互作用。在二千万度以下，带正电荷的原子核只能互相靠近到恰为静电排斥力推不开它们的紧密程度。但在二千万度以上时，碰撞的力量可以大到足够使某些相互作用的原子核能穿过静电屏障，从而彼此能非常靠近。当氢原子核彼此靠近到 $10^{-13}$ 厘米以内时，短程但力量极强的原子核间的吸引力开始作用，氢原子核就被拉到一起而聚变成为一个氦原子核。如果我们将已融合的各氢原子核的重量加在一起，并将其与由它们聚变成的氦原子核重量相比，就会发现，氦原子核的重量略小于氢原子核重量之和。这部分重量并非丢失掉了，而是按照爱因斯坦方程 $e = mc^2$ 转变成了热能和光能。较小的原子在高温下形成较大原子并伴有将其一部分质量转变成巨大数量的能量的聚变过程，就叫做热核聚变反应。(氢弹的爆炸就是这种类型的核反应的一个壮观的和破坏性的例子。)当这些热核反应在高度收缩的星云中扩展开来，大量的能量便以热和光的形式向外发射。在这一阶段，这个炽热的、沸腾的和光辉的火球就成为一个恒星了。

一个恒星一旦诞生，就继续经过一连串的阶段，最终引向熄灭。象太阳这种中等大小的恒星，氢聚变的时期持续约100亿年；在这段时期内，恒星将其贮存的氢的大部分变成氦。随着氢转变阶段的结束，进一步的引力收缩作用使恒星

内部的温度上升到二亿度之高。在这样高的温度下，氦原子核之间的碰撞就变得有足够的能量，来使它们广泛聚变成更大的原子，例如碳原子、氮原子和氧原子。不过与氢聚变期相比，氦聚变时间是短暂的，仅经历一亿年左右。对大多数恒星来说，氦聚变期是走向熄灭的序幕。大多数恒星还不是致密到足以产生能够引起重核（例如碳原子核）藉进一步的引力坍缩而聚变所需要的高温。

然而特别大个的恒星，虽然是走向最终的熄灭，但在耗尽其氦的贮备以后，并未立即受到什么影响。由于其巨大的质量，引力坍缩能够提供维持碳核，甚至更大的原子核聚变所需的温度。除了少数巨大的恒星之外，这些重核的聚变只不过是延迟了冰冷黑暗的终末期的最终死寂的到来而已。这些少数的恒星不萎缩成冷而无光的星际渣块，而是变成叫做超新星的宇宙炸弹，它可以在瞬息之间将恒星全部质量相当大的部分转变成能量。超新星释放的能量是如此之大，以致纵然远在许多光年之外，它们不但在夜间看起来光焰辉煌，而且在白昼时也是同样明亮夺目。天文学家的理论认为，传说中的伯利恒巨星可能就是远在许多光年以外的一颗爆炸的超新星发来的光。在1066年，中国的天文学家就记载过一颗超新星，它所发射的光芒，即使在正午也是明亮可见的。

从收缩的气云之中，不但能形成恒星，也能形成叫做行星的较小星球。当前对太阳系起源的看法支持这样的假说，即在太阳系里的八个行星中，有七个行星是从形成太阳的同一气体云形成的。这些较小团块的引力坍缩不会引起那种在太阳中发生的依赖高温的反应。所以，当地球从原始气体云形成时（可能是在约五十亿年以前），它就象它和太阳系中的邻近的星球一样，是一个比较冷的实体。然而，它的矿质组分的分布，以及其大气的分布，同今天看到的情况是相差

甚远的。那时，地球的矿质组分的分布是非常均匀的。熔融的铁镍核心（认为这种核心赋与地球以特征性的磁场）和富含硅的表面还不存在。矿质的重新分布，可能是在地球存在的第一个十亿年前后，地壳发生大规模熔融的结果。熔融所需的能量，可能是落体对地球表面的冲击所提供的。据设想，正如比太阳小的星球——行星——从最终形成太阳系的原始气体云中凝聚而成一样，比行星小的星体想必已形成，并且在各种行星的引力作用下坠落。当这些星体（其中有些是很大的）被吸落到地球表面时，就会以巨大的力量撞击它。这种撞击的大部分能量转变成热能，由此引起局部熔融。熔融的铁和镍，因其密度较大，就沉到较低水平处，这就大量造成当今地球所特有的矿物质的极端不均一分布。

### 太阳系之外的其它星体世界

产生我们太阳系的场面，在宇宙的许多部分中也出现过。现代天文学的观察告诉我们，类似于我们太阳系的行星系非但不稀少，而且确实是普遍存在的。由氢以及通过超新星爆炸形成并喷射到空间去的其它元素构成的气体云，很可能产生了许多地球样的行星，这些行星布满整个宇宙。天文学家们观察了距我们太阳最近的上百个恒星，揭示出它们在运动中的光行差，表明这些恒星是有行星围绕在它们周围的。事实上，天文学家们已得出结论：在我们的最佳的天文望远镜所及范围内的 $10^{20}$ 个恒星当中，可能有 $10^{18}$ 个恒星拥有能够维持生命生存的行星。什么是一个行星为维持生命所必须具备的条件呢？

首先，为了保持生命的生存，行星必须与它们的太阳保持恰当的距离。假若距离太阳太近，例如我们自己太阳系的

水星，它就太热了。相反，假若距离太远，像冥王星，那它就太冷了；这样，我們先前描述过的那种化学进化过程，在其一开始就会被冰冻而不能发展到生命的出现。其次一点就是行星的大小。一个行星必须大到足以能够保有象甲烷和氨等气体的大气层，以及在其中得以进行导致形成生物学上重要分子的反应的水域。一个与太阳距离合适的行星，若只有月球那么大，则其质量太小而不能保有产生生命和维持生命的大气层。令人惊异的是，甚至以必须具备全部这些条件为标准来衡量，也足有 $10^{18}$ 个恒星可能拥有适宜于某种生命类型进化和存活的行星。

### 智慧生命的展望

假定在我们宇宙中存活生命的可能性是非常之大，那么接下去产生的一个问题便是：生命为何常常可以发展成为有知觉情感，并且能够与处在宇宙任何地方的其他文明体进行通讯的智慧生命的？许多年以前，一些天文学家就考虑过关于宇宙中可能存在的会通讯的文明体的数量问题。他们一致认为，这样的文明体的数量（ $N$ ），按照下列方程式而与一些因子相关：

$$N = R f_p n_e f_l F_c L$$

式中  $R$  = 恒星形成的平均速度

$f_p$  = 含有行星系统的恒星分数

$n_e$  = 每一具有适于生命起源和进化 条件 的行 星 系 统  
中行星的平均数

$f_l$  = 生命能实际在其上发展的行星分数

$f_c$  = 其上已演化出智慧生命的有生命行星的分数

$f_c$  = 有智慧生命并能成为会通讯的文明体的行星分

## 数

### $L$ =科技文明体的寿命

在这里所列举的参数中，最令人感兴趣的是 $L$ ，即科学文明体的寿命。有些因素，例如在文明体上侵占其环境的趋势或者完全耗尽其资源的趋势，势必使 $L$ 变小。还有些灾难性的因素，例如不但将其科学技术致力于创造令人赞叹的科学业绩和知识库藏，而且也用于越来越有效地发动战争，也将会使 $L$ 变得非常小。显然，还没有人能够精确判定我们银河星系中别处的有通讯能力的文明体的 $L$ 值，甚至判定地球这里我们自己的文明体的 $L$ 值，如果不是不可能，也是极难的。然而，著名天体物理学家Carl Sagan根据某些假设提出：在银河星系中，文明体的数目可能是1,000个左右，它们之间的最短距离可能是1,000光年左右。因为我们知道，没有比光速更快的传递信息的方法了，所以这就意味着：当与1,000光年以外的另一个文明体对话时，为了一个问话得到回答，需要经历2,000年；1,000年送去问题，另一个1,000年得到发回的答话。很明显，如果我们银河系中会通讯的各个文明体，藉助电磁辐射来进行对话，我们是会有大量的时间去思考：我们被告知的是什么，以及我们准备要说的是什么——这该多有意思啊！

根据某些文明体很早以前就可能具有通讯能力这一假设出发，美国以及世界各地的天文学家们已经开始藉助于射电望远镜搜寻地球以外的文明体发出的信号。几年以前，一个命名为Ozma的研究计划在美国西弗吉尼亚州的Greenbank天文台开始执行。在这一研究工作中，一架射电望远镜在一特定的电磁辐射频带上，寻听来自邻近星球的系统传递的信号。听了几个月以后，他们未能检听到来自我们邻居们的任何能够算是电讯的发射。然而，这是尚处于初始阶段的一项

艰巨的尝试；检测过的星体为数还很少，而且历时仅仅是很短的几个月。进行这样的研究，原是一项花费甚大的课题，可供寻听外层空间文明体（此文明体也可能根本不存在）发来信号的资金，也不是政府对科学的研究工作资助中最慷慨的拨款。不过，许多对地球以外生命感兴趣的人，还是制定了更加雄心勃勃的计划，要进行长期的系统探索。如果这样一种探索开始着手进行，那么看一看收听者听到了些什么（假如有什么的话）将是很有趣的。现在让我们把这方面的著名的思想家Cyril Ponnamperuma的作品中所写的关于星际通讯的有趣的设想转录于本章之末，供读者参考。

善于思索的人们问：假如我们从外层空间接收到呼叫，我们要不要回答？一些好奇的和求知心切的人热心地回答道，要回答！他们说，我们还是能够从这种交流中学到东西的。另一些人，他们较小心，提出：我们只静听而别回答。有时，他们还提出了疑虑的种种理由。他们说，谁知道技术高超的地球以外的文明世界会对这里地球上我们自己的文明体采取什么行动？他们设想了可能全部毁灭的灾难性后果，以避免我们将来为了星际资源（据知这是罕见的资源）而竞争，虽然我们还没有可能开始利用这些资源。他们还警告，地球可能会变成一种动物园或动物存养场，从这里，有趣的标本（或许你或我就是这样的标本）被不断地采集，以供给科教及实验之需要。不论怎样，完全可以有把握地预言，只要人类秉性不改，只要有财力和闲暇，假如地球外的任何人有任何话要讲的话，我们将来定会收听明白。考虑到我们自己也有爱寻衅的倾向，我们最好还是且慢发出回答。

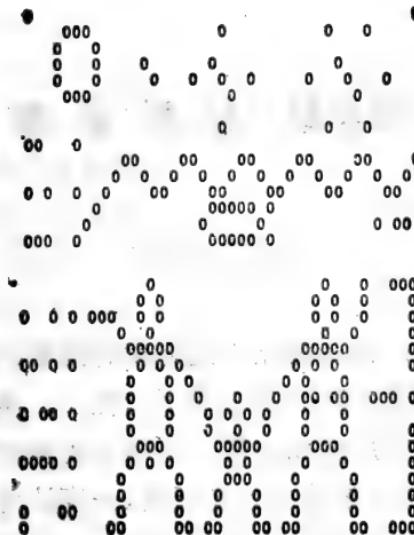
### 星际通讯的梦想

假定你和一个朋友约定在美国首都华盛顿见面，但事前未做聚会

地点和时间的任何安排，你将怎么办呢？你总不能在纽约的大街上到处游荡，东看西找吧。你一定会集中寻找你认为最可能的地方。举例来说，假如你知道，你们两人都计划乘火车来华盛顿，那么联邦车站该是你们要集中寻找的地方。射电天文学家在其寻听来自地球以外文明体的电讯时，就同样是这么做的，并将继续这样做。他们使用了一个特殊频率，即本银河系的联邦车站，这是每一个有高度技术的文明体都知道的频率。这个频率就是电磁波谱中的**21厘米氢线**。因为氢是宇宙中最丰富的元素，所以设想所有先进的文明体都十分熟悉它，能够在电讯中辨识它，并且有可能利用它来试同别的文明体进行通讯。仅仅使用**21厘米氢线**这单一的频率，就可在一文明体周围交流大量的信息。

假定在多年无效寻听之后，接收到了来自太阳系以外的一系列脉冲信号。再假定此电讯每22小时53分重复一次。一个富有想象力的科学家接收到这样的电讯，很可能做出结论，认为这是代表呼叫者的一天的全长度。设想脉冲是在最小分隔的整倍数系统中发生的。如果把脉冲写成1，而传送当中的空档用合适数目的0填满，即可得到如下所示包含1271个1和0的二进位序列。

原来1271是两个质数31和41的乘积。这有力地说明，电讯当是按31乘以41的阵列而编排的。当我们把零抹成空白并以某种符号，例如圆圈表示每个脉冲，我们得到如下所示的非随机的图象：



从这一图象来察看，我们可以断定，我们已经与一个进行有性繁殖、直立行走的两脚动物的文明体取得了联系。甚至还可以认为他们可能是哺乳动物。左边圆点围成的环和圆点纵列好象是他们的太阳系，圆环代表该系的太阳，而圆点纵列代表该系的许多行星。第四个行星是这种两脚动物文明体的所在地。第三个行星上面的波纹线表明它被水覆盖着，而鱼样的形状表示有海洋生物。由于此二脚动物知道上述这些事，所以可以认为他们会太空航行。右下边的垂直线表明，右边的两脚动物的形体为11个单位高。由于21厘米波长用于输送电讯，而且21是我们两家都知道的唯一的度量，所以我们可以认为，他们人的高度是 $11 \times 21$ 或231厘米（7英尺）。很清楚，只要稍有想象力，那些没有共同语言的文明体彼此之间还是能够交流大量信息的。

## 第二章 化 学 语 言

### 原子与分子

有一个时期，曾认为原子是万物的终极的组成单位，也就是物质可被重复分割而成的最小的粒子。尽管原子核在对我们有意义的化学反应和生化反应中确实是保持完整的，仍须认识到，核子物理学技术已经证明，一度认为不可再分割的原子，实际上可以分成许多亚原子粒子。这些亚原子粒子有带负电荷的电子，带正电荷的质子和不带电荷的中子。中子和质子两者质量相似，比电子大得多。物体中物质的量是由其质量代表的。

共有一百多种化学上不同的原子。其中每一种就叫做一种元素。大家可能熟悉象氧、铁和铜等元素。一种原子的个性是由其原子序数决定的，后者是核内质子的数目。在一个完整的原子中，电子的数目等于质子的数目。最简单的原子是元素氢的原子，它有一个质子和一个电子，然而其核内的中子数却不同。最大量存在的氢，其原子核内根本没有中子。另一种形式的氢叫做氘，有一个中子。第三种形式的氢比较罕见，具有放射性，即用于制造氢弹的氚，其核内有二个中子。像这样虽然具有相同的原子序数（就是说相同的质子数目），却具有不同数目中子的原子，彼此互称为同位素。

一种原子的化学行为，其在一组特定条件下发生反应或保持惰性的趋势，将取决于其电子的数目和排布。由于同一

元素的同位素具有同一数目和排布的电子，所以它们具有基本相同的化学性质。有些同位素（但不是全部）是放射性的。放射性原子是固有的不稳定结合的物质。这些原子藉放射衰变最终要经过重新排布，成为较稳定的形式，这种衰变伴随着释放出称做辐射的能量。

原子的电子按固定的能级或壳层围绕原子核而排布。在具有许多电子的原子中，大多数电子位于内层能级，而有些电子则位于最外层能级。这些最外层能级及其电子，牵涉到一个元素可以进行什么样的化学反应。这些最外层电子称为价电子，而最外壳层就是原子的价壳层。通常用行星的轨道形式分布图来表示电子围绕着原子核的分布，这种图虽不精确，但很有用（如图2.1所示）。稀有气体氦、氖、氩、氪、氙和氡构成一族以其实际上缺乏反应性而著称的元素。它们之所以不会发生化学上的反应，是因为其价壳层中的电子数目和排布构成了非常稳定的构型。不必详述这些电子构型了，让我们注意：反应原子之间的化学反应是以使这些原子达到惰性气体之一的稳定电子构型的方式而发生的。在这同时伴随着原子间的电子转移或电子共享。

钠和氯生成氯化钠的反应可作为涉及电子转移反应的典型。钠原子失去一个最外层电子，转移到布满电子的氯的外壳层中。这样的转移，赋予氯一个净负电荷，给予钠一个正电荷，而令每一个原子呈现一种惰性气体的电子构型——在钠相当于氖，在氯相当于氩。因为原子或原子团带上了或正或负的净电荷就叫做离子，所以上述的化学反应已生成了一个钠离子和一个氯离子。氯化钠中 $\text{Na}^+$ 和 $\text{Cl}^-$ 离子的键连依赖于相反电荷的亲合力。相反电荷的离子之间的这种化学键是为离子键。另一方面，图2.1中所示的两个氢原子结合形成一个氢分子，表示藉电子共享而使键形成的情形。在氢

分子中，每一个氢原子都共享惰性气体氦的电子构型。由两个原子均等地提供并共有的一对电子所成的化学键称为共价键。我们还经常遇到一种通过介于完全的电子转移和完全的电子共享之间的中间过程而形成的键。氢和氯化合成氯化氢就是一种不均等共享，其电子靠近氯比靠近氢要紧密得多。由不均等共享电子所成的键称为极性共价键。

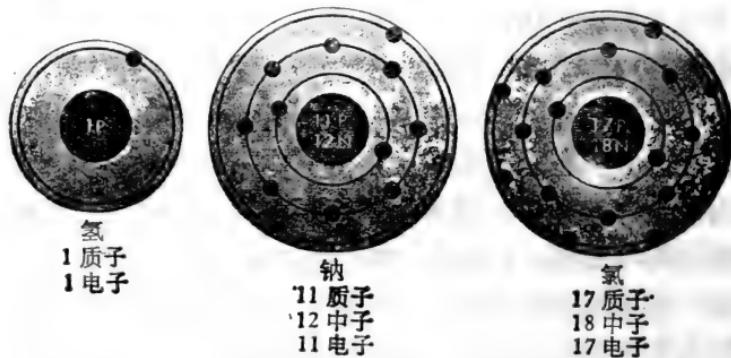
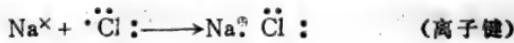


图2.1 几个行星轨道式原子以及它们的电子相互作用

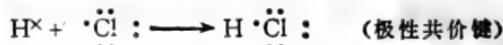
氢原子形成氢分子的反应：



钠与氯形成钠离子和氯离子的反应（只表示出价电子）：



氢与氯形成氯化氢的反应：



原子通过均等或不均等共享电子，以一定数目化合，就形成了分子。简单分子仅由单一类型的原子组成，例如  $H_2$ （两个氢原子）或  $O_2$ （两个氧原子）。复合分子是由特定和固定数量的一种以上的原子组成的。这种分子叫做化合物，像水 ( $H_2O$ )、二氧化碳 ( $CO_2$ ) 和氨 ( $NH_3$ ) 等物质就是熟知的例子。

表 2.1 一些元素的分子量和生物学作用

原子的相对丰度							
元素	符号	原子序数	原子量*	宇宙	地壳	人体	功用
碳	C	6	12.011	9.08		10.5	结构的——细胞内所有有机分子的组成部分。
氢	H	1	1.008	90.79		60.3	结构的——水和细胞有机分子的组成部分。
氧	O	8	15.999	0.057	62.6	25.5	结构的——水和细胞有机分子的组成部分；同时供呼吸需要。
氮	N	7	14.007	0.0415		2.42	结构的——必需分子，如蛋白质和核酸的组成部分。
硫	S	16	32.06	0.0091		0.132	结构的——蛋白质及某些其它必需分子的组成部分。
磷	P	15	30.974	0.00034		0.134	结构的——核酸及其它必需分子的成分；在能量代谢中起中心作用；骨的组分。
镁	Mg	12	24.305	0.0023	1.84	0.01	催化作用的——许多酶发挥功能的必需成分。
铁	Fe	26	55.847	0.0047	1.92	0.00059	结构的——许多参与细胞氧化还原反应的分子的一个必要成分。
钙	Ca	20	40.08	0.00017	1.94	0.226	结构的——骨骼，许多细胞膜及植物细胞壁的组分。
铜	Cu	29	63.546				催化作用的——为一些酶的功能所必需。
钾	K	19	39.102	0.000018	1.42	0.036	参与神经传导
钠	Na	11	22.9898	0.00012	2.64	0.73	参与神经传导
锌	Zn	30	65.37				催化作用的——为一些酶的功能所必需。

引自 Cell Structure and Function, Loewy and Siekevitz, Holt, Rinehart and Winston, New York, P.84.

- 每种元素此处原子量代表该元素天然存在的全部同位素的平均值，近似于按天然丰度计重的。

现将具有生物学重要性的几种元素的原子量与元素的原子序数、化学符号，以及生物学作用，列于表2.1。原子量是由所有其它元素重量与碳原子的重量相比较而定的。碳原子的最丰富的同位素的原子量被任意地确定为12.000 a.m.u.（原子质量单位）<sup>1)</sup>。每一种别的元素的原子量作为碳的指定值的比数而确定。于是，比碳原子重4.65倍的铁原子的原子量被定为55.847。根据某原子的质量与碳原子质量的比值来确定原子量，这就引出一个重要的结论。一克原子量的任何元素（即以克表示的等于原子量的重量）与一克原子量的碳含有相同数目的原子。一克原子量的任何元素的原子数目为 $6.02 \times 10^{23}$ 。这个重要的物理常数称为阿伏加德罗常数（Avogadro's number）。

同样情形，如以下所示，将分子中原子的原子量加起来就得出以a.m.u.表示的分子量。一物质在数值上与其以a.m.u.表示的分子量相等，而以克表示的重量，叫做克分子量，或简称为摩尔（mole）。

水（H<sub>2</sub>O）分子量的计算：

$$\text{两个氢原子的原子量 } 2 \times 1.008 = 2.016$$

$$\text{一个氧原子的原子量 } 1 \times 15.999 = 15.999$$

$$\text{水分子量} = \overline{18.015}$$

$$\text{克分子量} = 18.015 \text{ 克}$$

再有，如克原子量的情况一样，一克分子量或一摩尔的任何物质亦都含有相同数目的分子： $6.02 \times 10^{23}$ 。在物质的重量与包含的原子或分子数目之间存在着的已知的数量关系，乃是现代定量化学发展的必要条件。知道了进行反应的物质的

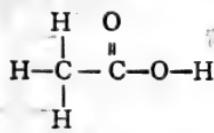
1) a.m.u.也称为道尔顿（dalton），这是为了纪念John Dalton，他在十九世纪初奠定了现代物质原子观的基础。

重量，人们就能计算出所包含的原子或分子的数目。

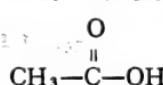
## 化学符号语言

多年来，化学发展了一种表示化学体系的组成、反应和结构的速记标志。大家知道化学式 $H_2O$ 就是水。这个式子也规定，每一水分子含有两个氢原子和一个氧原子。这样的式子给一个分子的原子组成提供了定量类型。借助结构式则可以表示一个分子中的各原子之间的空间相互关系。正如我们在图2.1所看到的，共价化合物中原子间的化学键是由一对共享电子组成。在化学标记中，这个电子对在结构式中可用一短线表示，或以隐蔽办法表达。特别是那些含有原子环，例如苯环的化合物中，原子以及电子都常用隐蔽法表达。

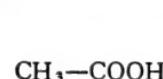
在我们的头脑中，保持一点简单的价的观念将有助于对显示式与隐蔽式结构式之间进行互相变换。生物体中常遇到



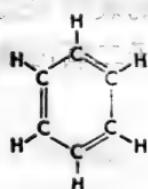
乙酸  
(显示所有的键和原子)



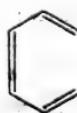
乙酸  
(一些键未显示)



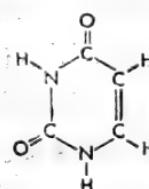
乙酸  
(隐蔽式结构)



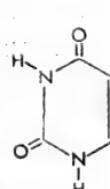
苯  
(显示键和原子)



苯  
(一些键及所有原子未显示)



尿嘧啶  
(显示式结构)



尿嘧啶  
(多个原子及一些键未显示)

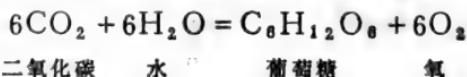
图2.2 有机化合物结构式的不同表示法

的原子有碳、氢、氧、氮和磷等原子。这些原子是依据其在表2.2所列的化合价或化合力而被组配为有机化合物的。这些价的关系及其隐蔽标记法示于图2.2。

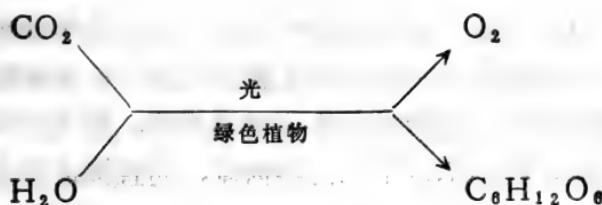
表2.2 一些元素的常见的价键

元 素	价 键	图 示
碳	4	$\begin{array}{c}   \\ -C- \end{array}$
氢	1 或, $\oplus$ 电荷	$H-$ $\text{或 } H^{\oplus}$
氮	3 或, 3与 $\oplus$ 电荷	$\begin{array}{c}   \\ -N- \end{array}$ $\text{或 } -N^{\oplus}-$
氧	2 或, 1与 $\ominus$ 电荷	$-O-$ $\text{或 } -O^{\ominus}$
磷	5	$\begin{array}{c}    \\ -P- \end{array}$

化学方程式给化学反应过程提供了定量的表达方式。下面的方程式简明地概括了这样的意思：6分子二氧化碳和6分子水反应生成1分子葡萄糖和6分子氧。

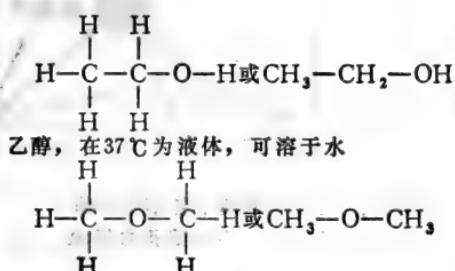


常常因为反应物复杂以及经常有副反应，而在有机化合物和生物化学中用反应序列代替化学方程式。上述方程式被光合作用的研究者简化成：



## 分子结构简介

化学是研究物质的反应性和行为的，而结构则是分子的行为和反应性的关键性决定因子。确定化合物结构的一个必要步骤是找出组成化合物的原子的数量和种类。然而，在大多数情况下仅仅这还不够，因为常常发现，许多不同的分子能由同一组基本的原子单位所构成。试考虑这个例子： $\text{C}_2\text{H}_6\text{O}$ 曾被正确地定为乙醇的化学式，但看一看下面所示的结构便可发现， $\text{C}_2\text{H}_6\text{O}$ 同样也是一个完全不同的化合物二甲醚的化学式。



二甲醚，在37℃为气体，根本不溶于水

当化合物的原子组成相同而结构不同时，它们互相间就叫做异构体。我们介绍两大类型的异构体，即结构异构体和立体化学异构体。结构异构体，例如乙醇和二甲醚，具有相

同的原子组成而原子联接的次序不同。立体化学异构体具有相同的原子组成以及一致的原子联接次序，但其各组成部分的空间排列不同。有两类立体化学异构体，即几何异构体和光学异构体。我们不讨论几何异构体，而直接进行光学异构现象的探讨。

没有对称点或对称面的物体是不对称的。一个不对称的物体与其镜象是不能互相重叠的。这可以用一个简单的实验来证明。请看您的右手。它没有对称点或对称面，因而是不对称的。现在再看您的左手，也是不对称的，正好是您右手的镜象。把两手掌心都向上或两手掌心都向下，两只手显然不能重叠。所以即使您的左右手看起来非常相象，它们在结构上却是相异的，因而也就是不等同的。

现在我们看看图2.3所示的两个结构，是彼此完全不同，

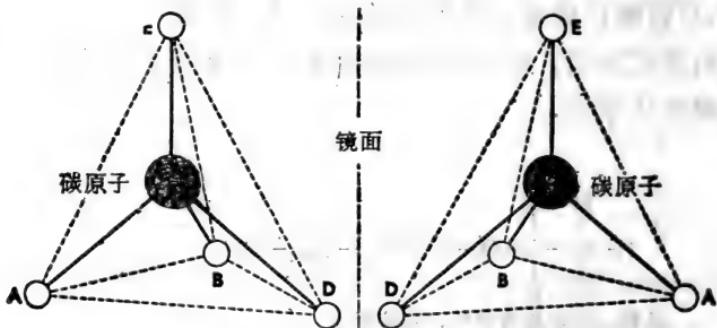


图2.3 带有A、B、D和E四个各不相同的基团的四面体碳原子的两个不可重叠的镜象

各以单键连于中心碳原子上的四个基团之间空间关系的二维图解。请注意从中心碳原子放射出来的那四个键是指向正四面体的四个隅角的。请再注意，对于这两个互为镜象的结构的任一个通过它们的穿切平面，是不能将其分割成两个相同部分的。它们不存在任何可以穿过一条线的点，而这条线在

它所穿过的点的两边面临相同的环境。由于这些结构不含有对称的平面、线或点，所以它们是不对称的结构。不对称的结构（不管它们是手还是分子）的镜象，都是不等同的，因此不能将一个放在另一个上面而相互重合。这一点，适用于一个碳原子结合了四个不同的基团（A、B、D和E）的一般情况，特别适用于我们可能写出的甘油醛（一种糖类化合物）的两种结构（图2.4）。虽然漫不经心的观察也许认为它们的结构是一样的，但仔细考查表明，它们是不对称的结构，一个和另一个互为镜象，因之是不能重合的。这就是说，它们相互之间并不等同，而是代表了不同的化合物<sup>1)</sup>。

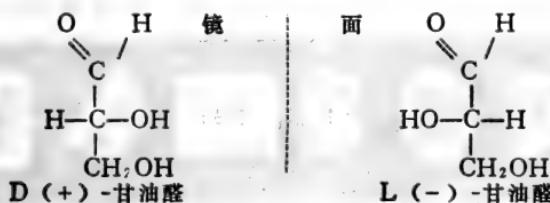


图2.4 两种甘油醛

这两种形式物质的溶液，当用偏振光检查时便表现出一种明显的物理性质。光是由电和磁两种成分组成的。通常具有向各个不同方向振动的电和磁组分，这种光在通过冰晶石结晶时可发生偏振（图2.5）。偏振光具有只沿着一个平面振动的电和磁组分。当平面偏振光通过（-）甘油醛的溶液时，可使其偏振平面向左旋转。反之，当它通过作为镜象的（+）甘油醛的溶液时，则可使偏振平面以相等而相反的量向右旋转。由于这两种形式的甘油醛具有这种特殊的物理性质，故被称为光学异构体。光学异构体是具有相同的原子连

1) 由于（+）甘油醛和（-）甘油醛的结构式是三维物体的二维表现，读者不可能通过第三维将一种形式翻转，借以试图使两镜象重合。

接次序而不能彼此重合的不对称化合物。在一类不对称化合物中，我们将这两种不同的构型标志为D和L。字母D和L是指关键原子或原子团〔在此处为羟基（—OH）〕围绕一个不对称碳原子的空间排列。D-和L-甘油醛都是糖类化合物中的成员。糖族的所有成员与D-甘油醛具有相同相对位置的类似—OH基者就定为D糖。反之，在糖类中其—OH基与L-甘油醛中的一OH基一样处于相同的相对位置者就是L糖。这种按照关键基团围绕不对称碳原子的排列而确定为D和L的方法，广泛地适用于表示不对称化合物的不同基团中间的构型关系。



图2.5 图示平面偏振光的发生及其被一种光学活性物质的溶液所旋转。光源（1）产生非偏振光（2），这种光通过起偏振器（3）冰晶石时被平面偏振化。平面偏振光（4）通过一种已知浓度的光学活性物质的溶液（5）。透过来的光仍然是偏振的，但其偏振平面发生了一定量的旋转，旋转的量取决于样品的浓度和厚度。利用一种叫做检偏振器（7）的检测器，可测量旋转的度数。

许多生物学上重要的化合物都是不对称分子，有些是D型，有些是L型。然而，大自然为了一种特定的用途，差不多总是只利用一系列不对称分子中的一型，或是D型或是L型。例如，所有生物的蛋白质中存在的氨基酸总是L型氨基酸。大自然中常见的糖是D糖。在不对称分子中进行辨别的本领是生物体的普遍特征，这种本领寓于酶的特异性之中，而酶本身就是能催化生物体中反应的大的不对称分子。我们将在第五章中对酶进行详细的讨论。

## 一些有生物学意义的化学物质

在活机体的细胞中，你可以发现几千种不同的化合物。假定你企图探讨这样一种系统，而不首先对这巨大数量的组分进行某种合理的分类，那么你的探讨必定是混乱的。然而，假如你将这些化合物按照规定的化学物质分类系统进行分类，那么探讨生命化学的任务就会变得较为容易一些了。

我们可以从介绍所有的生物体都是由两大类物质（无机物和有机物）组成的这一点来开始生命化学的概述。有机化合物是含碳的化合物<sup>1)</sup>，其余的物质则是无机化合物。生命的有机组分包括较简单的化合物，如糖和氨基酸；也包括已知的最复杂的分子，如蛋白质和核酸。象水、氧、磷酸以及一些金属离子和盐类等物质，就是生命的无机组分。

在数量和重要性方面，水居于所有化合物之冠。大多数生命系统，包括我们本身在内，居于大量水之中。水的重要性在于其能将独特地适合于生命化学之实现的化学特性和物理特性两者结合起来。对于存在于生命系统中的许多有机和无机组分来说，水是一种良好的溶剂。而且水的冰点和沸点，使其在地球上常见的较大温度范围内可以保持液态。

水的冰点和沸点之间有利的和适宜的幅度是基于其结

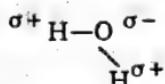


图2.6 极性水分子。每一个质子携带一部分正电荷，而氧携带一部分负电荷。

1) 这里存在不合理的，需要严格区分的例外，例如碳酸钙 ( $\text{CaCO}_3$ ) 和碳化钙 ( $\text{CaC}_2$ ) 等矿物质碳酸盐和碳化物，就不算是有机化合物。

构。如图 2.6 所示，水分子中电荷分布的不对称性使氢周围形成较低的电子密度。这种电荷的不等量分配是由于氧原子对于 O—H 键的原子之间的成键电子对有较大亲和力所致。于是分子在氧原子附近的静电性较氢原子附近的更负一些。在某些分子中，一个区域对于另一个区域来说在静电上是正的，则这些分子便叫做极性分子。所以，当水分子相互接触时，在一个水分子的较负性的氧原子与另一水分子的较正性的氢原子之间，有一种分子间的吸引力。这就使得相邻的水分子的氢和氧之间形成了键。这些键叫做氢键，其强度约为每个分开的水分子中氢和氧共价相连的键强度的 1/25 左右。与其它液体相比，水的沸点高、融点高和表面张力大，这些都是水中存在的大量氢键所产生的强大内聚力的反映。

水的极性性质，也使其能够成为如此众多的具有生物学意义的化合物的溶剂而起作用。虽不是全部，也有相当大量的具有生物学意义的分子属于两大类化合物中的一类，不是离子化合物就是极性化合物。生物系统中的许多无机的和有机的组分都是离子化合物或极性化合物。这两种物质都可溶解于象水这样的高度极性的液体中。水对于以盐类（如氯化钠）为代表的离子性物质是良好的常用的溶剂。这是因为它对存在于固体状态的强大离子间吸引力有作用。例如，在氯化钠这样的物质中，其晶体结构（示于图 2.7）就是借助于由带负电荷的氯离子 ( $\text{Cl}^-$ ) 和带正电荷的钠离子 ( $\text{Na}^+$ ) 彼此间产生的强有力的静电吸引力而保持在一起的。象水这样的极性物质就会变成围绕着正离子和负离子而定向排列，其取向的方式是：一些水分子的氧环绕着正离子，而另一些水分子的氢则群集于负离子周围。这里有两种效应：一种是离子之间的静电吸引力的部分中和，另一种是离子的水合作用（即每一中心离子为适当定向的水分子所包围）。这些

水合物的形成是很有利的，因为离子与水分子相应的极之间进行结合的趋势比起离子彼此之间吸引的趋势要大得多。水的绝缘效应及其水合正电荷离子或负电荷离子的能力，都使得它能够溶解大多数离子化合物并保持于溶液状态。

极性分子，例如糖和氨基酸，以及蛋白质和核酸的许多部位，都是易于被水溶解的。这是由于这些极性分子的“富含电子”的中心与水分子的氢（与许多有生物学意义的基团之氧原子或氮原子相比，氢原子是“缺乏电子”的）之间有强烈的相互作用。这种相互作用就在水分子与极性分子的“富含电子”的中心之间形成了氢键，从而使这些分子进入到水相中去。

在生命系统中发现的大多数有机化合物分子属于比较少的几种结构类型。大多数都符合表2.3中所概括的种类之一。本书的篇幅不允许我们将表中所列出的每一类分子进行详细的阐述，现仅将每种类型中的一些有代表性的例子简介于下。

## 碳水化合物

碳水化合物在植物和动物细胞的能量代谢中都起着重要的作用。在植物细胞中，以纤维素和果胶形式存在的碳水化合物也起着生命结构的功用。最简单形式的碳水化合物是单糖。几乎没有例外，生物体的单糖都是D型糖。最常见的是

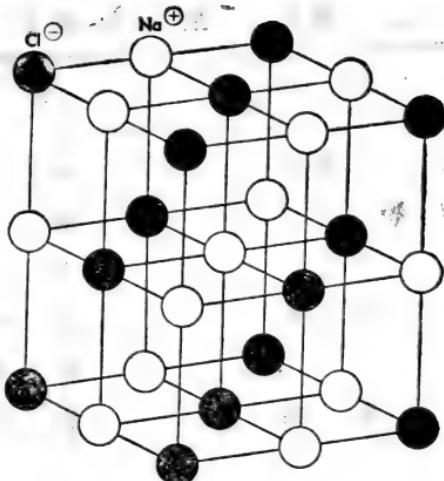
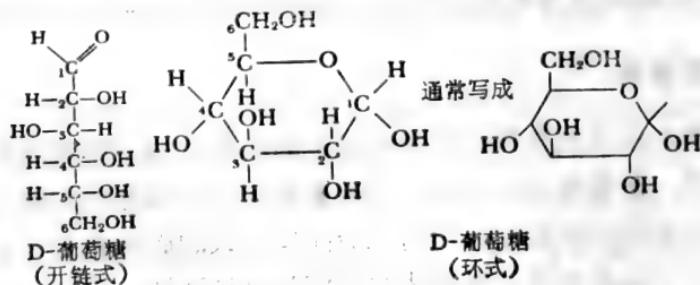


图2.7 氯化钠晶体的一部分

表 2.3 生物系统的主要有机化合物

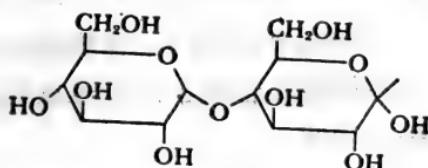
总类	亚类	
糖	单糖	小
	复糖	小
	多糖	大
含氮碱	嘌呤	小
	嘧啶	小
脂类	脂肪	小
	类固醇	小
	磷脂	小
核苷酸	核糖核苷酸	小
	脱氧核糖核苷酸	小
核酸	核糖核酸 (RNA)	大
	脱氧核糖核酸 (DNA)	大
氨基酸		小
蛋白质		大

D-葡萄糖，其结构在下面示出。天然的 D-葡萄糖是以环式结构存在的。通常我们是以隐蔽式表示法写出葡萄糖或其它糖的环式结构的：环上的碳原子及其相连的氢原子被省略。同时



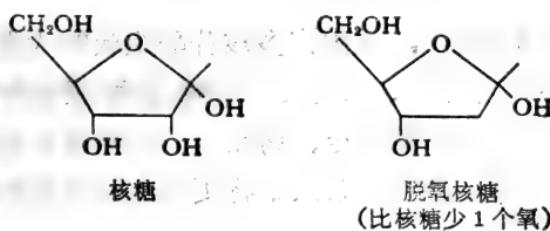
必须指出，在糖分子的环状表示法中，环的平面是垂直于纸面的。上页所列的葡萄糖的环状表示法中，第2位上的—H处于环平面之上，第2位上的—OH则处于其下。

当两分子单糖连接在一起时，就形成一种复糖，亦即双糖。就是说，两分子葡萄糖结合可产生一种更复杂的糖——麦芽糖。



麦芽糖

当许许多多单糖结合在一起时，便形成大分子，叫做多糖。淀粉，一种由许多葡萄糖单位生成的多糖，就是大家熟悉的例子。正如我们将要看到的，碳水化合物也可以与非碳水化合物分子结合。例如核糖和脱氧核糖（其结构如下面所示）在细胞的一些最重要的分子中是与含氮碱结合的。核糖形成RNA结构的一部分，而脱氧核糖则是DNA的结构成分。

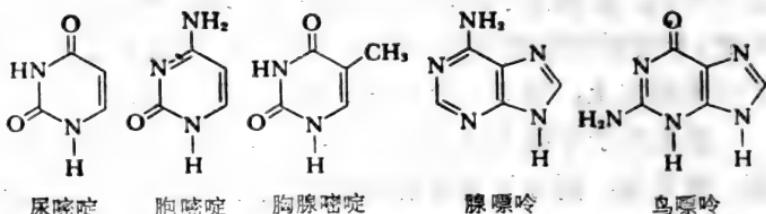


核糖

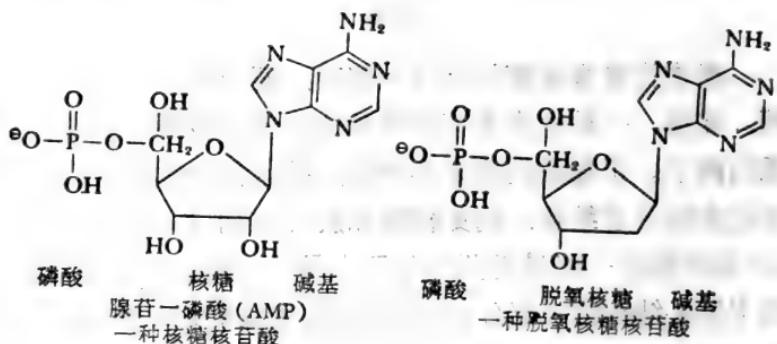
脱氧核糖  
(比核糖少1个氧)

## 含氮碱

重要的含氮碱有两大类，即嘌呤类和嘧啶类。在所有活机体的细胞中，我们都能发现以下面所列的两种嘌呤和三种嘧啶为基础的许多结构。



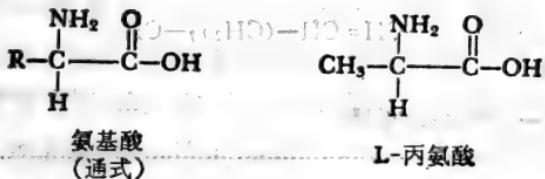
有这些碱基参入的最重要的化合物是核苷酸。核苷酸是由含氮碱连到糖的磷酸酯上组成的。在脱氧核糖核苷酸中，糖是脱氧核糖；而在核糖核苷酸中，则是核糖。这些结构关系以腺嘌呤核苷酸来说明。



**核酸RNA和DNA**，是由许多核苷酸组成的大型的多核苷酸。RNA含有腺嘌呤、鸟嘌呤、胞嘧啶和尿嘧啶等核糖核苷酸。而DNA含有腺嘌呤、鸟嘌呤、胞嘧啶和胸腺嘧啶等脱氧核糖核苷酸。我们在第八章将更多地讲到核酸。

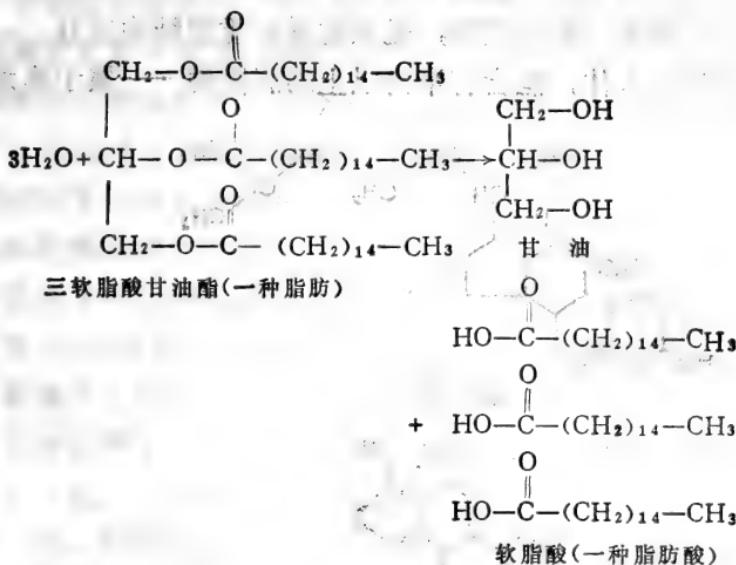
## 氨基酸和蛋白质

在生物系统中，氨基酸的重要功用是作为蛋白质的构成单位。在蛋白质中发现的所有20种氨基酸都是L-氨基酸。它们大多数具有如下所示的通式；最简单的氨基酸是L-丙氨酸。

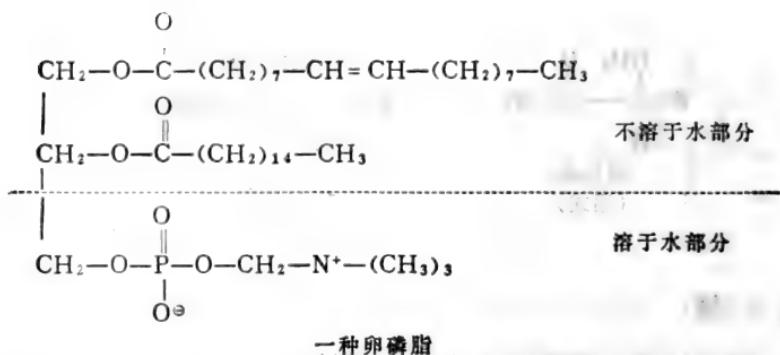


脂类

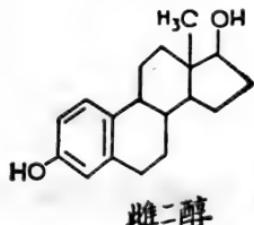
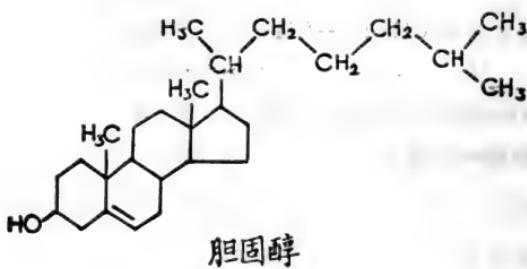
脂类代表一类最容易由其溶解性质而鉴别的生物学上重要的物质。脂类在水中不溶解，但易溶于有机溶剂，例如氯仿或煤油中。脂肪、磷脂和类固醇都是脂类一族中的重要成员。脂肪作为能量贮备分子在细胞系统中是重要的。它们可以分解为两种成分，即脂肪酸和甘油。一种典型的脂肪（三软脂酸甘油酯）的结构为：



磷脂，如下面所示的卵磷脂，与脂肪很类似，但其分子的一端含有带电荷的基团。



一般说来，只含有碳和氢的有机物分子是比较不溶于水的。然而，加上了电荷（正的或负的），就有可能使有机分子较易溶于水。卵磷脂具有一个水可溶部分和一个水不溶部分。这种在溶解性质上的内在差别，意味着每当有机会存在着卵磷脂时，它们本身的取向总是带电荷的基团处在水中，而不带电荷的疏水（憎水）尾部则与水背离。卵磷脂和另一类脂类，即胆固醇，是细胞膜的重要结构成分。一个重 140 磅的人体，能含有半磅以上的胆固醇——属于称为类



固醇的一类重要的脂类。这类化合物的重要性不仅在于它包括了如胆固醇一类的结构脂，而且特别由于许多类固醇（例如上页所示的雌二醇以及睾丸酮和皮质素等）都是激素。激素是一类对别种细胞有特异性影响的细胞所产生的化学物质。例如，雌二醇（卵巢产生的雌激素的一种）对雌性第二性征，如乳腺发育，有决定性影响，并作用于雌性生殖道使之成熟和产生周期性变化。另一方面，睾丸酮（它在化学结构上与雌二醇仅有微小的差别）则控制雄性第二性征的发育，例如体毛的分布和附性器官的正常发育。

### 由少成多

生命化学的许多方面都是以我们已经讨论过的较稀少的分子类型为基础的。其中有些分子如糖、氨基酸和核苷酸，都是分子量不超过1000的小分子。另一些分子，如蛋白质、核酸和多糖则很大，其分子量可超过一百万。大分子是由小分子单体通过一定的和精密的结合作用而构成的多聚体。已知存在于生命系统中的几千万种不同的蛋白质，都含有相同的20种氨基酸的不同组合。现代遗传学证明，DNA分子的种类至少有生物种属那么多，而生物种属据估计至少有二百万种，但所有的DNA都含有相同的四种脱氧核糖核苷酸。这些寥寥无几的基本构成单位之所以能够形成如此众多的不同的生命多聚体，是因为它们能以许许多多的不同方式相互组合在一起。正如相同原子的不同方式的排布可产生不同的分子一样，相同的基本的分子也可通过不同方式的排布而导致极大量数的不同多聚体的形成。

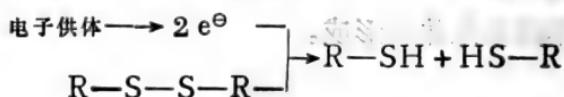
## 一些生物学上重要的功能基团

有机化学家常注视一个不熟悉的分子，并可根据这样的观察详细地讲出其性质和反应。他之所以能做到这一点，是因为这个分子具有某些功能基团或特征性反应中心，而这些功能基团或反应中心在特定环境条件下的反应型式则是他所熟悉的。图 2.8 列出了在生命系统中经常涉及到的一些功能基团。这些功能基团构成了反应中心，在这些反应中心可发生许多具有生物学意义的反应。这些基团中的前四个是小分子连接形成大分子的主要部位。这些基团也参与氢键的形成。当氢连接到氧、氮或在某种程度上连到硫原子上时，并不均等地共享键电子。这些“缺乏电子”的氢对“富含电子”的中心如氧或氮原子是亲合的。这种亲合导致在这些“缺乏电子”的氢与其它处于有利位置的“富含电子”的中心之间形成弱键。如先前指出的，这种键就叫做氢键。虽然氢键比共价键弱得多，但它们在建成和维持蛋白质和核酸结构上起着重要作用。图 2.8 还列出了巯基 (SH) 和二硫基 (S—S) 基团。它们在很多种酶的功能中常发挥着关键的或支持性作用。巯基和二硫基很容易通过氧化作用或还原作用而相互变换：

### 氧化作用（电子丢失）



### 还原作用（电子获得）



功能基	示例
-COOH 羧基	$\begin{array}{c} \text{CH}_3-\text{COOH} \\   \\ \text{CH}_2-\text{COOH} \end{array}$ <p style="text-align: center;">琥珀酸 (在能代谢中重要)</p>
-NH 氨基	<p style="text-align: center;">磷酸吡哆胺 (维生素B6的一种形式)</p>
-OH 羟基	$\begin{array}{c} \text{CH}_2-\text{OH} \\   \\ \text{CH}-\text{OH} \\   \\ \text{CH}_2-\text{OH} \end{array}$ <p style="text-align: center;">甘油 (脂肪的一种结构成分)</p>
-SH 硫基	$\text{CH}_2-\text{CH}-\text{CH}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{COOH}$ <p style="text-align: center;">        </p> <p style="text-align: center;">SH      SH</p> <p style="text-align: center;">硫辛酸 (在能代谢中重要)</p>
-CHO 醛基	$\begin{array}{c} \text{H}-\text{C}(=\text{O})-\text{OH} \\   \\ \text{CH}_2\text{OH} \end{array}$ <p style="text-align: center;">D-甘油醛 (一种糖,其衍生物起 关键性代谢作用)</p>
-C(=O) 卤基	$\begin{array}{c} \text{CH}_2\text{OH} \\   \\ \text{C}\equiv\text{O} \\   \\ \text{HO}-\text{C}-\text{H} \\   \\ \text{C}-\text{OH} \\   \\ \text{C}-\text{OH} \\   \\ \text{CH}_2\text{OH} \end{array}$ <p style="text-align: center;">D-果糖 (在能代谢中重要的一种酮糖)</p>

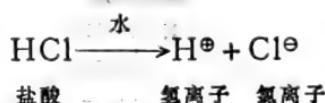
图2.8 在生物系统中经常发现的一些功能基团

如这些反应序列所示，每当一物质丢失电子，必定有另外的物质获得电子。因此，每一个氧化作用必伴随着一个还原作用；反之，每一个还原反应也必定伴随着一个氧化作用。氧化-还原反应是生物化学中经常遇到的反应。在这一阶段或那一阶段，生物体用来从环境中得到能量的所有过程，都牵涉到氧化-还原反应。

## 酸-碱 关 系

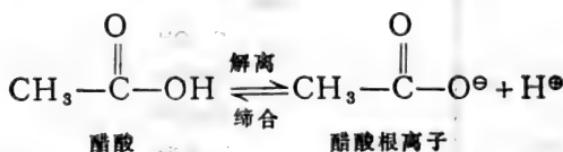
图2.8所列的NH<sub>2</sub>和COOH基，因其在生物体中广泛存在，也因其酸-碱化学性质而引人重视。在化学上，曾经用好几种方式确定过酸和碱的概念。其中，对生物化学最有用的定义是：任何能给出氢离子（或质子）的物质是酸，任何能接受质子的物质是碱。有些物质，如盐酸，具有给出氢离子的强烈倾向。而且如下面所示，H<sup>+</sup>和Cl<sup>-</sup>不可能重新结合成HCl。

### 强酸（几乎完全解离）



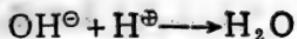
另一些物质，例如醋酸，给出氢离子的趋势是弱的。而且醋酸根与氢离子还有可能重新结合成醋酸。

### 弱酸（仅部分解离）



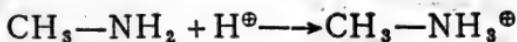
同样强碱和弱碱接受氢离子的能力可以举例及概括如下：

## 强碱



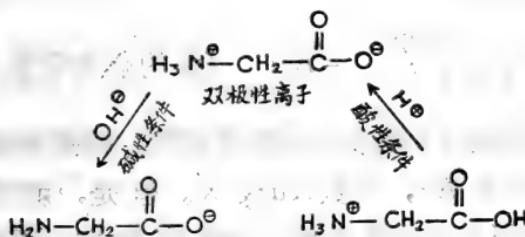
氢氧离子

## 弱碱



甲胺

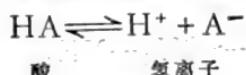
许多在生物学上重要的物质，例如氨基酸，都含有弱酸性和弱碱性的两种基团。甘氨酸的酸性和碱性性能可作为一般氨基酸的典型。甘氨酸的两性行为



上面所示的甘氨酸的一种形式，叫做偶极离子，因为它携带着 $\oplus$ 和 $\ominus$ 两种电荷。这种形式的甘氨酸作为酸（质子供体）抑或作为碱（质子受体），是由环境介质中的酸度或碱度所决定的。象氨基酸和蛋白质这样能表现酸性和碱性两种性质的化合物叫做两性化合物，也称为两性电解质。弱酸或弱碱是否以质子缔合的形式存在，取决于氢离子浓度。浓度是指每单位容量中特定物质的量。在溶液的化学中，浓度通常是以每升克分子数来表示的。于是，浓度为1克分子（通常写为1M）的溶液便是在1升容积中含有1克分子的物质。相似地，每1升容积中含0.1克分子特定物质的溶液就是0.1M的溶液。再回到两性系统的讨论。试考虑向甲胺、醋酸离子

或甘氨酸水溶液中加入过量的强酸所产生的影响。过量的氢离子将驱使所有这些系统趋向缩合。根据化学平衡定律，可以导出氢离子浓度与弱酸或弱碱缩合程度之间的定量关系。

假定我们有一个假想的酸，其在水中解离如下：



当解离反应进行到一定程度时，这个反应系统便会以相等的趋势正向及反向进行。此时，这个系统就达到了平衡，其反应物和生成物的浓度不再改变。将化学平衡定律应用于水中的这种反应，我们可以写出如下的反应物与生成物浓度之间的重要关系式：

$$\frac{[\text{H}^+] [\text{A}^-]}{[\text{HA}]} = K_a \quad (\text{酸的解离常数})$$

$K_a$ 代表假想酸HA在水中的解离常数。就强酸而论，HA完全解离成 $\text{H}^+$ 和 $\text{A}^-$ ，常数 $K_a$ 极大。但是，就弱酸而论，却有大量的HA在平衡中保持未解离状态。因此，对于弱酸， $K_a$ 极小。根据弱酸的 $K_a$ 和离子浓度的知识，可以计算出在平衡时HA和 $\text{A}^-$ 应存在的数量。实际上，人们常将 $K_a$ 和氢离子浓度以其负对数来表示。 $K_a$ 的负对数是 $pK_a$ ，氢离子浓度的负对数是pH。 $pK_a$ 愈大，酸的解离常数愈小。酸愈弱， $pK_a$ 愈大。pH与氢离子浓度之间的关系列于表2.4。

生物化学上许多重要的反应和化合物，都对pH很敏感。如前所述，生物系统中的许多组分含有酸性或碱性基团，它们依pH不同而以质子化的或非质子化的形式存在。由于质子化程度的浮动会影响分子上的电荷及其形成氢键的能力，所以pH的改变对许多生物学上重要分子的结构和反应活性都产生深刻的影响。

表2·4 pH与H<sup>⊕</sup>的克分子浓度的比较

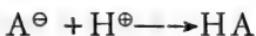
定性分类	H <sup>⊕</sup> 的克分子浓度	H <sup>⊕</sup> 浓度的对数	pH (H <sup>⊕</sup> 浓度的负对数)
极 酸	1×10 <sup>-1</sup>	-1	1
微 酸	1×10 <sup>-4</sup>	-4	4
中 性	1×10 <sup>-7</sup>	-7	7
微 碱	1×10 <sup>-9</sup>	-9	9
极 碱	1×10 <sup>-12</sup>	-12	12

一个系统的pH可以藉助于缓冲液而保持恒定。缓冲液可在当H<sup>⊕</sup>消耗时通过释放H<sup>⊕</sup>，以及当H<sup>⊕</sup>加到该系统中时通过吸收H<sup>⊕</sup>，而使pH保持恒定。这可以用含有假想的弱酸HA及其盐A<sup>⊖</sup>的系统的行为来说明如下：

1. H<sup>⊕</sup>的除去引起HA解离从而恢复H<sup>⊕</sup>：



2. 加入的H<sup>⊕</sup>通过与A<sup>⊖</sup>结合而被除去：

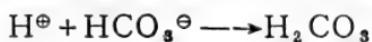


显然，由此可见，含有适当数量的适宜的弱酸及其盐的溶液能够对pH的改变起稳定作用。在细胞的内容物和体液中，有许多弱酸及其盐。它们表现了对细胞或机体的内在pH有稳定的效应。正常人血液的pH为7.4左右，若pH偏离超过十分之几以上pH单位，即可造成死亡。血液pH保持在7.4，主要是依赖两种缓冲系统的稳定作用。其中一种包含碳酸(H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>)及其盐——碳酸氢根(HCO<sub>3</sub><sup>⊖</sup>)。另一个包括运载氧的蛋白质——血红蛋白。由CO<sub>2</sub>(一种废弃产物)溶解而生成的碳酸，其缓冲作用如下：

1. H<sup>⊕</sup>降低，H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub>解离：



2.  $H^{\oplus}$ 加入血中，即与 $HCO_3^{\ominus}$ 结合：



同样地，血红蛋白的缓冲作用是来自此蛋白质上为数众多的弱酸性基团的结合或解离作用。最后，让我们指出以下的事实来结束关于pH的讨论，即正如血红蛋白和碳酸氢盐保持血中的pH一样，机体中每个细胞的pH也都有相似的体系来控制。

### 第三章 细胞的本质

生命世界具有千差万别的多样性特征。即使是最漫不经心地观察也会认识到有生命的物体至少有两大类群：植物和动物。这两大类别之间的内在差异也是人所共知的常识。实际上，搞分类学的人却识别出生物包含了五个界，而不只是我们一般人所知道的动物界和植物界这两个界。这就是说，除了大家都熟悉的两个界之外，还有：真菌界，包括酵母、蕈类及霉菌；原生生物界，包括单细胞的原生动物如变形虫；以及高度繁茂的原核生物界，包括蓝藻和许多不同类型的细菌。这五个界中的每一个界都可以再区分出成千上万的基本种类，称为物种。事实上，生物学家们已辨认出二百万个物种存在，并推测还有更多的物种有待发现。很明显，世界上存在着巨大数量的物种，每一个物种都代表着该物种对于它在其中发展的环境所提出的一组特殊问题的解决。地球提供了各种各样的环境，每一种环境在某些方面都是独特的。给予一特定环境以可能性和限制性，那么适合于这些可能性和限制性的物种就可以发展。正因为我们面临着如此众多的环境，所以我们就有如此众多的物种，而每个物种都需要对由独特环境提出的难题有解决的办法。

尽管不同环境的独特要求塑造出不同物种这一事实产生了多样的物种，但所有的生物体都要面对并解决生命状态共有的四个基本问题。

**1. 信息的传递和恢复问题** 遗传的连续性，即龙生龙，凤生凤的能力，乃是生命最基本的和最鲜明的特征之一。要产

生出与亲体相似的后代，就必须以基本上守恒的方式把信息从一个世代传递给下一个世代。为了利用那些从亲代传给后裔的信息，每个世代都必须恢复和处理通过遗传机理接受过来的遗传信息。而且对于遗传信息的恢复不是随机的，必须是有选择的。在有机体的各个不同部分，以及在其生命过程中的特定时间，其遗传信息贮库中的不同部分被自动用。例如，被恢复而用于指导手生长的遗传信息，与指导眼睛发育所需的信息是不同的。

**2. 能量的获得和转换问题** 生命系统代表着一种对于其环境高度有序的物质排布，而且象其它任何高度有序状态一样，是不稳定的。不但为了建造这样高度有序的状态，而且也为了保持住它们的有序性，都需要从周围环境取得能量。所以，所有生命系统都需要从其环境吸收能量，并且需要将这能量转换成为一种能够被生物有机体利用的形式，用于合成其组分和保持其有序状态。就某些生命系统而论，这是借吸收太阳光的能量，并通过光合作用过程，将这些能量转变成碳水化合物或其它有机分子的化学能来完成的。其它类型的生命则消耗存在于环境中的有机分子，并吸收这些分子的化学能来满足其需要，而这种需要是多方面的。例如，遗传信息的复制和恢复需要能量，生命系统中含有的许多其它分子和结构的合成也需要能量。某些生命类型还需要能量来开动其某些特化的过程，例如运动和电活动。

**3. 运输问题** 有机体需要将一些物质从一个地方运送到另一个地方。存在于环境中的和作为能量来源或原材料的食物，必须先从有机体外边运输到体内才能被利用。代谢活动的废物（副产物）对生物体是无用的，且往往还是有害的，必须排出体外。此外，物质在有机体内部必须到处移动。有机体藉各种特化的腔室间的内在分工而达到较高效率。但是对

于分室化所提供的这种更有效的分工所付出的代价，就是要求有使产物、中间物及信息进行运输的一些机构。

**4. 调节问题** 生命系统乃是内在复杂的物质排布，它必须生存于外在复杂的和变化着的环境中。因而，调节机体的内部组分和过程，从而使其内部能够保持合适的和基本恒定的内环境（即保持体内平衡或稳定），对于生命系统是必不可少的。为了能做到这一点，生物有机体必须有许多方法来识别和校正其内环境的变化。它必须具有一些机理来感知和正确估计那些可能要求补偿性内部变化的外部环境中的变化。体内平衡的保持依赖于调节作用。

多年来，细胞已被看成是能够（至少在其生命的某些阶段能够）解决所有这四个基本问题的最简单的生命单位。细胞与生命状态的关系，首先被十九世纪几位杰出的生物学家正式承认。他们是施莱登和施旺、魏尔啸，以及巴斯德。他们和其他研究家们提出了众所周知的生命的细胞学说，即一切生命系统都是细胞，或是由细胞或细胞产物构成的；按照魏尔啸的说法，则是“一切细胞皆来源于先存的细胞 (*omini Cellula e cellulae*)”。现代的细胞学说还认为，多细胞生物体的活动和特性乃是其不同类型细胞相互作用的复合功能。此外，根据比较生物学的发现，现代细胞学说还认为一切细胞在组成和运转功能上是基本相似的。

细胞虽然基本相似，仍具有各种不同的类型。有两个理由可以说明为什么如此。第一，虽然一切细胞都在其生活史中的某个阶段能够解决生命状态的四个基本问题，但是引向解决这些问题的途径是多种多样的。一个自由生活的水生的单细胞，例如藻类，它们所采取的解决方法必然不同于群集的和陆生的细胞（例如烟草叶子的细胞）。第二，有些细胞已经改变得能执行特化的功能。肌肉细胞能运动以及神经细

胞能传导冲动，都是细胞水平上发生的结构和功能变异的熟知的例子。

枝原体类的细胞是已知的最小的，并且至少相对来说是最简单的细胞。枝原体是专性寄生物，它们表现了对生命基本问题，诸如信息保存、信息恢复、运输、能量的获得以及代谢控制等的最低的解决能力。

生命系统中信息的传递和恢复，基本上依赖于核酸在这些生命结构中编制遗传密码的能力。除了有些病毒之外，所有生活的有机体都是利用DNA的分子结构来保存遗传信息，并把它们从一代向下一代传递。RNA则参与实现DNA中贮存的信息的翻译和表达。枝原体细胞（图3.1）包含一个DNA分子，起着信息保存的作用；还包含一些不同种类的RNA分子，这些分子都参与恢复来自DNA的遗传信息，将这种信息翻译成枝原体所特有的生物结构和功能。枝原体中的许多RNA存在于叫做核糖核蛋白体的亚细胞结构（即细胞器）中。核糖核蛋白体含有蛋白质和核酸两者，它通过指导特征性蛋白质分子的生成，成为生命系统内遗传信息表达的场所。枝原体的内部组分借助于称为质膜的一种结构而与外界环境分隔开来。质膜具有差别通透性，就是说，它容许一些物质自由地进入和逸出细胞，但与此同时又限制着另一



图3.1 枝原体细胞示意图解

些物质的通透或通透方向。质膜还包含一大类蛋白质分子，它们作为运载体而将枝原体细胞生长和维持所需的某些物质，从外界环境中特异地运输到细胞内部。在这些物质中，有一些是结构的基本单位或作为新蛋白质合成和核酸复制的原材料的前身物；另一些，例如糖，则是化学能的主要来源。枝原体类的细胞膜还含有一些特异的蛋白质分子，这些分子可以将食物中的化学能转变成可用于维持细胞生长的形式。

即使是象枝原体这样简单的细胞类型，它们也显示出了工作的分工。细胞膜、DNA以及核糖核蛋白体，代表着功能的分室化和特化。而且，即使是在如此简单的一种细胞类型中，代谢过程的有效配合也是需要有能够控制信息恢复速度和先后顺序、信息传递时间，以及能量转化全过程等的调节过程的。

## 真核细胞与原核细胞

枝原体和细菌的结构和功能的简单，与大得多的、结构精细的动、植物细胞的高度复杂性形成鲜明的对比（图3.2）。对这些细胞进行全面的比较，确实表明基本细胞有两种：一种是真核细胞，这种细胞具有核和许多膜围成的细胞质小体（例如叶绿体和线粒体）；另一种是原核细胞，这种细胞没有核（其DNA是裸露的和无界限的），也没有膜围成的细胞质小室。细菌、蓝藻和枝原体，都属于原核细胞；高等植物和动物细胞，以及真菌、原生动物和其它藻类都有细胞核，因此被称为真核细胞（表3.1）。虽然在原核细胞和真核细胞两者之中进行着许多相同的基本生命过程，但精细的分室现象在真核细胞的各种各样容易鉴定的结构中却是明显可见的。这些细胞的每一种可辨认的分室结构就叫做细胞

器，它们是完全独立的和重要的，对于它们在细胞系统中的作用，值得探讨。我们所知道的有关这些细胞器的结构和功

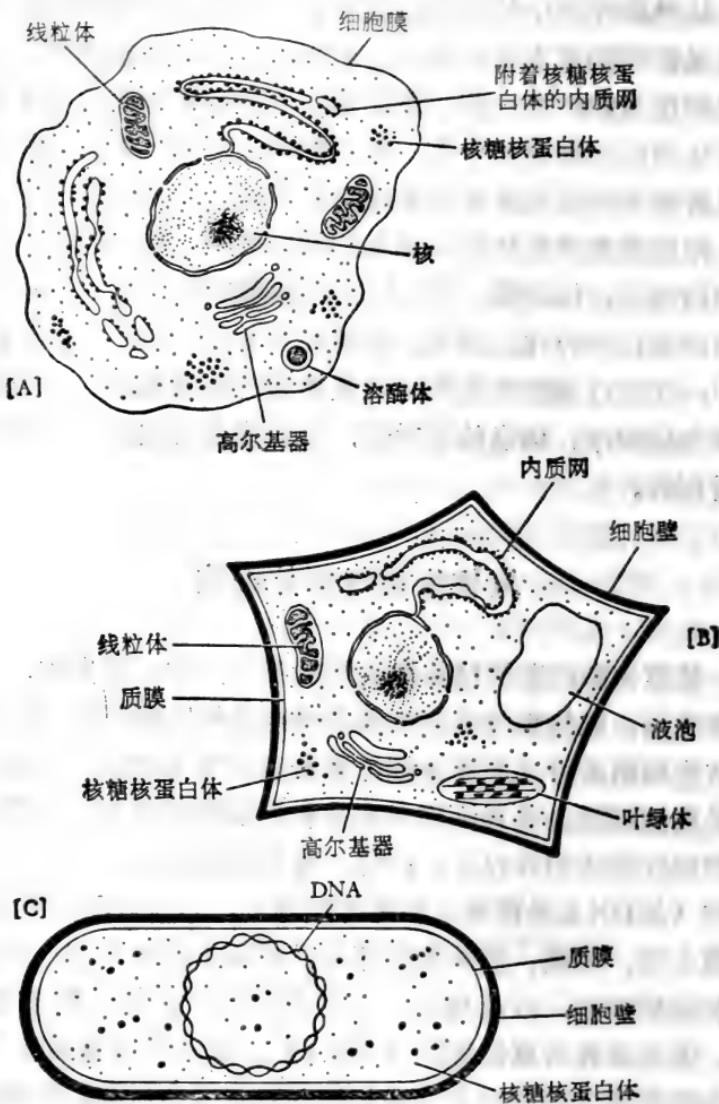


图3.2 模式细胞图

A: 动物细胞; B: 植物细胞; C: 细菌细胞。

能的知识，是从生物化学研究和显微镜观察这两方面取得的。

表3.1 原核细胞与真核细胞的比较

细胞器	原核生物	真核生物
核	无——DNA未被结合	有
核仁	无	有一个或多个
内质网	无	有
高尔基器	无	有
线粒体	无——产能的氧化作用在质膜上进行	有
叶绿体	无——光合作用在称为载色体的片层结构中进行	有
溶酶体	无	有
中心粒	无	有
纤毛或鞭毛	简单的单个纤维结构	微管或纤维的复杂的9+2排列
核糖核蛋白体	有	有
质膜	有	有

## 细胞器的结构和功能

### 细胞核

DNA，正如其在枝原体中一样，在高等细胞中同样 是遗传信息的化学贮藏所。然而，在高等细胞中，大多数这种DNA被禁锢在称为细胞核的小室中。细胞核是细胞的最重要的完备的细胞器之一。细胞核以称为核被膜的双层膜为界限，而将其组分和变化过程与细胞的其余部分（常笼统地称为细胞质）分隔开来。在细胞核之内可以看到缠绕的线状的DNA和蛋白质的聚集体，称为染色质，常常是紧靠着核膜。染色质包含着细胞的DNA，经适当的化学染色剂染色后，在

光学显微镜下检查，或藉助高分辨率的电子显微镜检查，可见其呈细线网状。当细胞进行分裂的时候，成批的染色质紧紧地盘卷，变成可见的染色体。染色体自一个细胞世代向下一个细胞世代传递，实现了遗传性状的传递。

## 核仁

在核内我们还可以看到一个圆形体，称为核仁。一个单个的核可以有一个，甚至三、四个核仁。核仁参与那些用于装配核糖核蛋白体的组分的产生、编组以及向细胞质中排放的过程。

## 核糖核蛋白体

核糖核蛋白体是蛋白质合成的场所，是RNA和蛋白质的很小的、高度特异的聚集体（15—20毫微米）。它们存在于所有类型的细胞中，甚至还存在于本身就是亚细胞结构细胞器的线粒体和叶绿体中。在枝原体和细菌细胞中，核糖核蛋白体游离于细胞质中而不附着在膜结构上。在高等细胞中，大多数核糖核蛋白体附着在交织着大量细胞质的、称为内质网的膜状网上。

## 内质网

内质网是一种膜网结构，它自细胞核的外膜起源，分枝通过细胞质而达到质膜。内质网（ER）的粘附着核糖核蛋白体的部分，在电子显微镜检下显示了砂砾状的外观，称为粗糙内质网。虽然核糖核蛋白体不论是在内质网之上还是离开内质网，都能参与蛋白质的合成过程，但内质网-核糖核蛋白体复合物的功能仍是蛋白质的合成作用。附着在内质网上的核糖核蛋白体制造的蛋白质可以被摄入到溶泡（膜间的

囊状空隙)内，并在那里贮存、加工或转运到细胞的其它部分，甚至移送到细胞的界膜而排放到周围环境之中。

并不是所有的内质网表面都有核糖核蛋白体附着，某些内质网的表面是光滑的。光滑内质网常参与脂溶性激素，例如类固醇激素(肾上腺中的皮质素和睾丸中的睾丸酮)的合成。肝细胞的粗糙和光滑内质网都参与药物的变性和降解。例如，常用的镇静药苯巴比妥就是被肝内质网中的酶降解成无生物活性的化合物的。最后，用于脂肪合成的酶主要存在于光滑内质网内，少数存在于粗糙内质网内。经适当的染色之后，可以看到在光滑内质网上合成的脂肪，成为一些小滴沉积于腔中。这些脂肪滴或其它由光滑或粗糙内质网制造的产物，在分泌到细胞外界环境之前，常常还要转移到另一个细胞器——高尔基器中。

## 高尔基器

许多植物和动物细胞中，还含有另一种与内质网不同的膜网结构，叫做高尔基器，或叫分散型高尔基器。高尔基器参与许多蛋白质和结构碳水化合物的分泌。这些物质常常以转运小泡(囊状结构)的形式自内质网移入高尔基器。在这方面，有意义的是，可以看到在许多细胞中光滑内质网的臂与高尔基器紧密相连。高尔基器既是一种分泌系统，也是某些多糖(糖的大分子多聚体)的合成部位。例如，高尔基器关键性地参与纤维素——植物细胞壁的重要成分之一——的制造和合成。在小肠的某些细胞中，高尔基复合体是合成吸收上皮微绒毛表面的保护性碳水化合物绒毛状外被的部位。

除细胞核、内质网和高尔基器外，细胞质通常还含有可以辨认为分散结构的一些其它组分。这一系列结构包括线粒体、溶酶体和微管，有的还有纤毛或鞭毛和中心粒，在植物

细胞中还有液泡和质体。

## 线粒体

线粒体属于细胞学家最早鉴定和研究的细胞器。它们常被描述为杆状，但实际上其形态因细胞的来源不同而异，自杆状至球状不一。它们的大小范围自直径200毫微米和长度1,000或2,000毫微米大至直径700毫微米和长度达5,000毫微米。象碳水化合物和脂肪等与氧作用产生二氧化碳、水及能量的过程就发生在线粒体之内。所释放的能量大部分转变成细胞可利用形式的化学能，其余部分则以热的形式消散。由于线粒体的功能是作为维持细胞功能所需能量的主要供应者，所以毫不奇怪，在最活跃的细胞中线粒体数目也就最多。肝细胞参与大量的生物合成工作，所以它们富有线粒体。单个的肝细胞所包含的线粒体达1,000个之多。而且，在线粒体定位和细胞活动性之间也存在着相关关系；在一个细胞里，人们常可看到线粒体排列于那些最需要能量的部位的附近。因此，我们可以了解，在肌肉，由于其主要功能是将化学能转变成机械能，所以线粒体紧紧地排列在肌纤维周围。在需要大量化学能来支持蛋白质生物合成的地方，发现线粒体常伴随着粗糙内质网的浓集。

最后，线粒体含有DNA和一系列的核糖核蛋白体。线粒体DNA含有供线粒体复制所必需的遗传信息。这些信息虽然是线粒体复制所必需，但它们是不够用的。在包含着线粒体的细胞中，其核内的DNA指导着线粒体的许多成分的合成。线粒体蛋白质的合成也不例外。纵然线粒体核糖核蛋白体是那些对线粒体功能必要的蛋白质的合成场所，但在线粒体中进行的蛋白质合成对于维持线粒体的全部活性是不够的。必须有更多的蛋白质来源于包含着线粒体的细

胞的合成活动。

## 叶绿体

叶绿体（质体）是光合作用的场所，光合作用是利用光能自二氧化碳和水产生复杂的有机化合物的过程。叶绿体是最大的细胞器（有时叶绿体比细胞核还要大）。它们的外面包围着膜，这种膜在电子显微镜下的外观与细胞膜相似。在叶绿体内部，人们可以看到大量的膜状成分有规律地排列，横贯于整个叶绿体内部基质（底质）。在低等植物，例如藻类中，这种膜形成多层的重叠结构，叫做片层，横贯于叶绿体的大部。在高等植物，这些成叠的片层称为基粒，它们是不连续的，好象是许多堆互相连接的纸片，分散在整个基质中。全部叶绿素（吸收投射在叶绿体上的光能的分子）均包含于片层中。催化二氧化碳和水转变成碳水化合物及其它供植物生长和维持所需的有机分子的酶类，则定位于叶绿体的基质中。叶绿体还含有许多分散在整个基质中的淀粉颗粒。这些颗粒自然是代表着早先合成的糖类贮存物。在某些植物细胞中，还有一种较大的致密体，这是一种细胞器中的细胞器，叫做淀粉核，它含有复杂的生物合成酶类，负责将糖转变成淀粉。

像线粒体那样，叶绿体也含有特征性的DNA和足量的核糖核蛋白体，这些核糖核蛋白体与叶绿体宿主细胞质基质中存在的核糖核蛋白体不同。此外，象线粒体一样，叶绿体也没有包含足够数量的DNA，或使得各种蛋白质保持自主性，而是需要依赖宿主细胞供给另外的遗传信息和另外的蛋白质。

## 溶酶体

在细胞的细胞质中，溶酶体是膜包围的囊状结构，其直

径自30毫微米至数微米，而以0.5至数微米者为最常见。溶酶体含有许多能够消化生物体中多种大分子化合物的酶。这些细胞器，可能起源于高尔基器，在破坏细胞组分和消化外来颗粒（例如常由血流中白细胞摄入的细菌）方面起重要作用。人们还认为，细胞死亡后的自溶作用（自我破坏作用）是溶酶体破裂而释放出各种各样的水解酶的结果。溶酶体的自溶活性在既定的死亡情况下，以及在机体发育的适当时刻除去机体某些部分的过程中，都起着重要作用。例如，在蝌蚪转变成青蛙的变态过程中，溶酶体对于蝌蚪尾部的消除是有作用的。

## 细胞膜

在细胞的各部分中，膜的存在是最普遍的。在所有的细胞，从单细胞的枝原体到最复杂的真核细胞中，都有膜以这种或那种形式出现。每一个细胞都以称为质膜的选择性通透的屏障与外界环境分隔开。在高等细胞内部我们还可以发现以蜿蜒曲折的膜质网络形式存在的膜，例如内质网和高尔基器，以及作为线粒体、叶绿体和溶酶体等这样一些细胞内组分的清晰可见边界的膜。在每个例子中，所涉及的膜都是由脂类、蛋白质及有关分子动态地装配而成的复杂结构。其复杂性是由于细胞膜内含有各种类型的脂类和蛋白质，它们相互间保持一种构筑上的功能关系。它是动态的，因为新的组分不断地加入，老的不断被除掉。按照这个词的最确切的含义，它也是动态的，因为已经观察到膜可以改变轮廓，可以收缩，以及可以沿细胞周缘波动。

膜的功能是多种多样的，这种功能上的差异反映了结构上和化学构成上的不同。并不是所有的膜都相同。在质上和量上不同的脂类和蛋白质的混合物构成线粒体膜和同一细胞的质膜。变形虫的质膜和细菌的质膜的组成是不一样的。但是

生物系统中存在的各种各样的膜却有着基本的相似性。某些类型的磷脂和某些蛋白质是作为膜的主要成分而普遍存在的。

磷脂表现出有意义的化学上的二态性。这种分子的一部分是带有电荷的，可以电离，从而可以预期与其它带电荷的高度极性的物质如水或蛋白质强烈地相互作用。与此相反，分子的其余部分是不带电荷的和非极性的，因之是疏水（憎水）的和亲脂性（向脂）的。对于那些具有亲水的头部和疏水的尾部的分子，物理化学的研究已经确定：当在适宜条件下将它们加到水中时，它们可使自己定向地排列成一单分子层，以离子的头部溶于水，而以非极性的尾部伸向非极性的空气相，它们各在相应的地方，并可彼此相互作用。这一点就是磷脂和其它极性分子之所以能够形成局部定向系统的道理。

蛋白质分子，就其绝大部分来说，是带有电荷的大分子，对于周围环境，它有亲水（向水）氨基酸侧链的高度极性的表面。多肽链一般是折叠的，使亲水的极性氨基酸侧链露在外面，而比较非极性的和疏水的氨基酸残基则卷缩到隐蔽的内部，在那里这些亲脂的残基彼此之间发生相互作用，称为疏水键合作用。因此，蛋白质能够与磷脂的极性头部相互作用。用模式系统进行研究，检验了蛋白质和磷脂结合的强度和几何位置，证明只要立体特异的相互作用能够发生，通过变更条件可以得到各种各样的几何结构。尽管我们必须记住，这些一般结构的概念未必能把任何给定瞬间的活的、动态的细胞膜上某一特定区域鲜明地描绘出来，但它们还是给我们提供了一个有用的出发点。

各种细胞类型和细胞器的生物膜，经过适当的固定和染色，都表现出一种三层的结构。这种三层结构称为单位膜，

它是植物细胞、动物细胞、细菌、枝原体以及亚细胞的细胞器（如线粒体、高尔基器、细胞核和内质网）等的膜所共同具有的特征。这种三层结构分子水平上的描述如下：外面的深染层（各厚约20埃左右）由大约35埃厚的比较不易染色的内层所隔开。外层主要由蛋白质组成，内层主要由脂类组成。单位膜的这种一般图式并不意味着外层是由同一类型的蛋白质甚或完全由蛋白质所组成，也不是说内层必定是一种类型的脂类甚或全是脂类。细胞表面存在着许多不同的蛋白质，而常常有糖或多糖与细胞表面呈结构上的结合。已知细胞膜不仅含有各种磷脂，而且还含有不带电荷的或中性的脂类，如胆固醇。很明显，膜是化学镶嵌物。有同样的令人信服的理由认为它们也是结构上的镶嵌物。对膜的通透性的研究表明，一些象水这样很难通过脂层的物质，却能很容易地越过细胞膜。这就表明膜含有相对不含脂类的极性片段，这些片段从一面伸到另一面，或表明有横贯膜的小孔洞或小管道存在。同样，膜中也可以存在疏水的和类脂性小片段，它们有助于非极性分子的进入。按照这样一种膜结构的镶嵌观

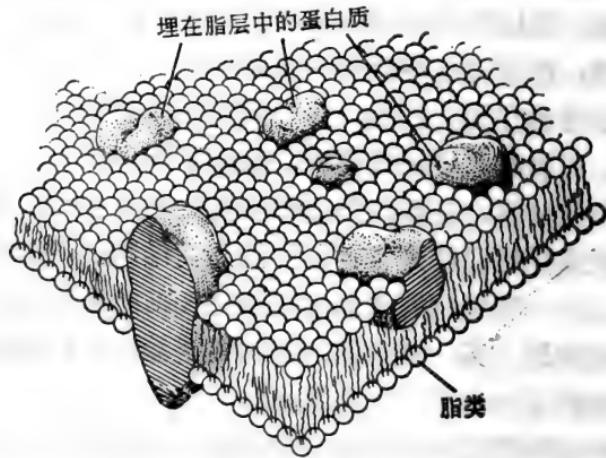


图3.3 膜的流动镶嵌模型

点，局部极性或类脂性小孔的出现，可能仅仅是短暂的，而且它们的存在可能依赖于那些会诱发它们出现的环境条件的存在。

细胞膜结构的动态性质，在宏观表现上已得到了充分的证明。图3.4表示一个已与病毒接触的细胞表面的内陷过程或内包过程。同时也显示了含病毒颗粒的食物泡，这颗粒是先由膜卷吞，然后被带入细胞内部，并被包裹成这样的食物泡的。吞食的特别动作包括细胞膜的深刻变形。一部分膜包裹起来并移入细胞内部，需要自膜上除去相当数量的物质。伴随吞食过程而发生的膜的变形，以及膜的消除和填补，都体现了一种可以证示的膜的动态性质的存在。

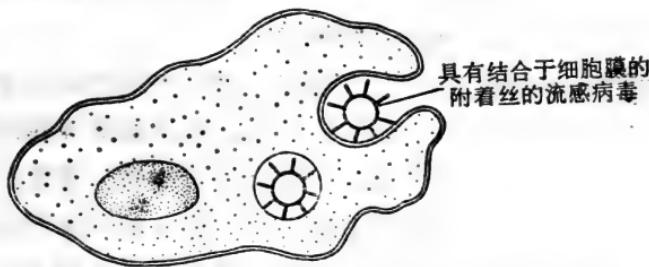


图3.4 病毒颗粒粘附于易感的动物细胞并被吞入细胞

## 细胞壁

许多不同类型的细胞——植物细胞、细菌和蓝藻——除质膜以外，还有一个外部的包鞘，称为细胞壁。这个壁以其刚性而赋予细胞形状，并且可以防止由于过分膨胀而引起的破裂。对植物、细菌和蓝藻细胞壁的检查，揭示出它们在结构和组成上是不同的。细菌的细胞壁有两种基本类型。在革兰氏阳性细菌，细胞壁（厚度变动在20—80毫微米之间）是糖和氨基酸的复杂的聚合物网，而且很坚硬。在革兰氏阴性

细菌，这个坚硬的壁层不象革兰氏阳性细菌<sup>1)</sup>那么厚，但也有一个外套，其厚度达20毫微米，是由脂蛋白以及有时是脂多糖构成的。

关于蓝藻细胞壁的结构了解得很少。但已经知道，在这类生物体中，我们也可以发现两种类型的壁组织。这种藻类中有些具有厚20毫微米左右的单一的坚硬的壁层。另一些可以看到更复杂的结构，内层坚硬，厚度10—20毫微米，由粘肽组成；外层厚10毫微米，质地柔韧，这正是在革兰氏阴性细菌所看到的情况。

其它种类的生物，例如硅藻（其玻璃状细胞壁含有硅）和真菌也具有细胞壁。在这些生物，象在植物、细菌及蓝藻中一样，其细胞壁虽然在组成上和结构细节上有所不同，但其功能也是提供刚性和防止破裂。

高等植物细胞壁与上述所有细胞壁在结构和化学组成上都不同。此外，在多细胞高等植物，细胞壁不但对细胞起支撑作用，并且对由细胞构成一部分的植物根、茎或叶提供支持作用。同时，对于多细胞植物的为数众多的分开的细胞来说，它们的细胞壁必须象粘合很多砖块一样，把它们相互结合起来。由于植物细胞壁的经济重要性（木材和棉絮就是熟知的细胞壁的有用聚集物的例子），它们已经成为详细研究的对象，而且已经有了大量的关于它们的知识。

在典型的高等植物的细胞壁中，可以识别出三个区域。它们是初生壁和次生壁，以及胞间层或细胞间物质，后者出现在相邻的细胞之间。细胞间物质象水泥一样，将细胞粘结

---

1) 某些类型的细菌，因其外壁的结构和组成而可通透革兰氏染色剂，并可以将此种染色剂吸收到细菌细胞里面去。由于吸收了这种染料而呈现一种特殊颜色的细菌，称为革兰氏阳性细菌。细菌壁不通透革兰氏染色剂的细菌，则称为革兰氏阴性细菌。

在一起，主要是由果胶质组成的。果胶质是一种用于制造果子冻的糖类。在生长中的细胞，初生壁是弹性的和菲薄的；它们主要由纤维素的纤维组成，纤维素纤维是细胞壁所包着的细胞代谢活动的产物。用显微镜研究证明，构成细胞壁的纤维素纤维是高度定向的。一条纤维是由数百个分子的纤维素微纤维缠绕而成的。这些微纤维集合起来形成有相当抗张强度的一根纤维，正如许多股纤弱的大麻能够编绞成高强度的绳索一样。纤维素纤维在细胞壁中的排列决定着细胞将来生长的方向。当纤维随机而无规则地排列时，细胞可以向所有方向发展。相反，当纤维以平行方式排列时，则细胞垂直于平行的纤维网而发展。

随着细胞生长的停止，初生壁加厚，并在它与细胞膜之间形成次生壁。初生壁的加厚和次生壁的出现，都需要有更多的纤维素微纤维合成和加入。然而，除纤维素外，其它化合物也可用于组建细胞壁。一般在细胞壁中存在一些蛋白质，也出现非葡萄糖的结构多糖。某些禾本科植物的细胞壁含有相当数量的硅。在许多植物的细胞壁中，木质素是主要的成分。木质素是复杂的芳香化合物类聚合物，不是多糖。木质素形成坚韧而刚强的无定形基质，纤维素纤维包埋于其中。这样一种结构，就象包埋了钢筋的混凝土一样，其强度大于组成部分各自强度的总和。

## 微管和微丝

用分辨率超过光学显微镜的电子显微镜检查植物和动物细胞两者的细胞质，都揭示出或多或少有结构的小管和细丝的网。这些小管是不定长度的由蛋白质组成的中空圆柱体，直径为200—250埃，壁厚60埃左右。壁的结构不同于质膜，它没有三层结构。

这些微管执行各种功能。在正在分裂的细胞中看到的有丝分裂纺锤体，是由成束排列的微管组成的；中心粒和纤毛也是由微管集合而构成的。神经细胞具有特征性的称为轴突和树突的长突起，是富有微管的。这些成束的微管平行于轴突或树突的长轴。这一观察表明，微管是一种“细胞骨骼”，可赋予细胞以刚度。在植物细胞中，微管的排列可能对细胞壁合成过程有某种指导性的影响。人们发现细胞壁的纤维素纤维是以平行于微管的取向而排列的。鉴于微管的广泛存在，研究工作者认为它们具有收缩、支持和定向等许多功能，其中有些已经提到。研究者还认为，在非分裂细胞中发现的微管，就是有丝分裂纺锤体裂解后剩下的这些成分的残余。除了在纤毛中和有丝分裂纺锤体中所确定的收缩作用之外，微管是否还有其他作用，尚须作更进一步的研究才能明确。

在许多类型的细胞中，除了微管之外，尚存在直径为40—50埃的蛋白质的线状聚集物，称为微丝或微纤维。在肌肉中存在的特殊类型的微纤维是基本的收缩单位。在已知其存在的几种类型的微纤维中，功能上搞得最清楚的有两种。一种是肌微纤维。另一种是角蛋白的纤维网，这种纤维聚集于皮肤，可赋予表皮层以抗张强度。

## 中心粒

在动物细胞和有纤毛的植物细胞中，紧靠细胞核和高尔基器附近，可以看到一个小体，叫做中心粒，其长度为3—5微米，直径约1.5微米。中心粒在有丝分裂纺锤体的形成以及纤毛和鞭毛的发生中是重要的。在有丝分裂纺锤体出现之前，中心粒分开，并移动到细胞相对的两极。然后在它们之间形成纺锤体的微管结构，这些微管的取向决定于两个中

心粒的位置。

### 纤毛和鞭毛

在某些细胞中，有鞭状的突起自细胞表面突出，而且由于突起基部的节律性收缩而来回地挥舞着。这种突起只有一条时，叫做鞭毛；有多条时，叫做纤毛。在高等细胞，纤毛和鞭毛在结构上是相同的。在自由生活的细胞（例如单细胞的绿藻或哺乳动物的精子），这种鞭状突起的挥打可推动细胞在其悬浮介质中前进。反之，如果细胞是固定的，例如鼻粘膜的表皮细胞，则细胞表面上的纤毛运动可引起液体（这里就是粘液）的运动。由于细胞上的纤毛沿鼻粘膜的挥动是有方向性的，因此可以将吸进来的颗粒（例如尘埃和细菌）清除出呼吸道之外。

纤毛或鞭毛的挥舞是受鞭状突起基部的一种称为基体的结构所控制的。基体起源于中心粒，或在某些原生动物中它们就是中心粒。观察纤毛和中心粒的微细结构，揭示出这些细胞器之间的相互关系。中心粒是由九个三股的小管排成一圈而组成的。纤毛则不仅由九个双股小管排列成一圈，而且在其中心还有一对小管。在那些具有许多纤毛的细胞中，基体由中心粒反复地复制而来，它们随后迁移到细胞的周缘。

以上关于真核细胞结构的简短的概述已说明，这些细胞系统具有相互依存的特化部分。下文将探讨在真核细胞中所见的通过分室化而实现的高度成功的分工的起源。

## 真核细胞的起源

真核细胞的特征在于含有许多膜围成的细胞器，例如叶绿体和线粒体；还在于含有精细的细胞内的膜网结构，例如

高尔基器和内质网。如果我们注意观察独立的细胞器，例如线粒体和叶绿体，我们就可以发现它们是一些半自主的区域。这些分隔的小室具有限制膜、DNA以及一组核糖核蛋白体，甚至内部还表现了分室化。还有，通过严密检查，我们发现线粒体和叶绿体中存在的DNA的习性以及核糖核蛋白体的大小和行为，与其宿主细胞其余地方发现的DNA和核糖核蛋白体不同。真核细胞细胞核中的DNA总是与一组叫做组蛋白的蛋白质紧密结合，而原核细胞的线粒体与叶绿体中的DNA则是裸露的。真核细胞的核糖核蛋白体在大小方面，以及对药物的敏感性方面，均不同于原核细胞、叶绿体和线粒体的核糖核蛋白体。真核细胞的核糖核蛋白体较大。据研究，某种浓度的氯霉素可以完全抑制原核生物、线粒体或叶绿体核糖核蛋白体的蛋白质合成，但这种浓度却不影响真核细胞核糖核蛋白体保持蛋白质合成的能力。

叶绿体和线粒体可以给宿主细胞提供能量，它们是与宿主细胞有高度整合关系的细胞器。虽然如此，若结合这些细胞器与原核细胞相似性的背景来考虑这些细胞器与其真核宿主细胞之间的截然不同的差异，将引导我们设想：在进化历史的远古时期，这些细胞器与其宿主细胞是有相互独立的起源的。叶绿体的始祖细胞（或许是一种蓝藻）和线粒体的始祖细胞（可能是细菌）是自由生活的。可以设想，在某些情况下，这些细胞之一进入到较大细胞的细胞质内，结果成为一种共生状态，而不是由于较大细胞的消化作用毁掉了较小细胞，或由于较小细胞的毒性物质杀死了较大细胞。这两个细胞，一个细胞定居在另一个细胞里面，经历着生长和分裂周期。于是，那些可以保持最良好的相互协作而共生的细胞便被选择下来。有人认为，就线粒体和叶绿体而论，相互协同的细胞共生的共同进化，就是以这种方式进行的，以致较

大的宿主细胞日益依赖于参入进去的原核细胞的活动来取得其能量需要。随着宿主细胞对能量依赖性的发展，较小的原核细胞失去了其坚硬的细胞壁，还失去了在宿主细胞外生长和繁殖的能力。生物化学研究表明，即使这些细胞器在很大程度上依赖宿主的基因来繁殖，它们仍然保留了它们自己的不同于并独立于宿主细胞的遗传信息贮存。

### 细胞及其各组成部分的观察

细胞及其各组成部分的研究，涉及到对大小范围很广的物体的详细检查。肉眼不能看见小于0.1毫米的物体。因为大多数细胞的直径比这个数字的一半还小，所以在检查细胞及其各组成部分时，必须藉助于显微镜。现在可使用两种基本不同类型的显微镜，即光学显微镜和电子显微镜。前者是依据标本与可见光的相互作用，后者则利用了电子束。电子显微镜的分辨力很大，实际上能够比光学显微镜观察远为细小的结构。

显微镜的分辨率是指镜下可以分出紧密靠近在一起的两个点的能力。显微镜的分辨率愈高，物体相互之间可以靠得愈近而仍能分辨得出来。各点紧靠在一起，比观察所用的辐射光波长的一半还近时，它们就不能被区分开，而表现为一个单个的点。如果我们用波长450毫微米的蓝色光线照射物体，那么比225毫微米更近地紧靠在一起的物体就不能区分为分开的实体，从而超出了光学显微镜的分辨能力。由于物质的二重性，电子依赖于它的速度，从而可以从表达式  $\lambda = 12.2/V$  来计算；这里  $\lambda$  是以埃为单位的电子波长，V为给显微镜灯丝发射电子进行加速所使用的电压。因此，采用50,000伏加速电压的显微镜，可产生波长为0.054埃的电子束，这样的波长将能够分辨出相距仅0.027埃的物体。假如所有条件都很理想的话，这就是我们将能得到的分辨率。但条件并非理想。磁透镜系统（它们在电子显微镜中可使电子束聚焦，正象玻璃透镜在光学显微镜上所做的那样）是不完善的，它所得到的最好的分辨率是4埃左右，这是小于理论极限的数量级。然而，由于在生物系统中发现的许多蛋白质直径多在20埃以上，所

以电子显微镜在合适的例子中仍被用于进行分子水平上的结构研究。

为了使标本适合于电子显微镜观察，必须采取下列的制备步骤。

1. 固定和脱水 固定（可杀死细胞）的目的是使待检查的结构稳定不变。化学药剂例如甲醛或戊二醛能引起蛋白质分子之间广泛的交联。这可以给固定的样品提供很大的硬度，并有助于保持（虽然不是完整地保持）在天然的活性状态下存在的空间结构关系。固定之后，样品还要脱去水分。

2. 包埋 下一步样品需要包埋在一种支持介质中，后者可硬化成为一种适于切制的坚韧的和刚性的基质。

3. 切片 样品进行切片有两点原因。第一，电子束不能穿透一块太厚的组织；第二，连续切片可以使我们由表及里地逐步搞清楚深层结构。切片需要用切片机。这是一种装有特殊玻璃刀片或钻石刀片的仪器，能够精确地切制厚度在200埃以下的非常薄的切片。

样品贴在细眼金属屏上，放于电子显微镜的样品格子内并照射之。那些不被样品散射的电子投射在萤光屏上，从而产生图象。或者，透射的电子直接投射在照象底片上面，经过显影而产生一种永久性的图象记录。电子显微镜实际上记录的是样品中散射本领分布的点线图形。由于散射本领强烈地决定于原子的大小，因此加入适量的重金属，例如锇或铀的化合物（它们可以与细胞内特殊结构发生作用），可显著地增加标本的反差。

除了切片以外，还可以采用负染技术用电子显微镜观察样品。这种方法使我们可以观察生物结构的表面及三维表现。它对于研究病毒和观察线粒体微细结构特别有用。这方法包括：将标本放于一薄膜上，然后以含重金属盐的溶液布覆在它的上面，一般用钨盐，例如磷钨酸，或铀化合物，例如醋酸铀。重金属盐在薄膜的表面，除了有标本放置的地方以外，都形成了均匀的薄层。在标本所在处，重金属是按照标本的轮廓而布覆的，并在样品上可能存在的任何凹陷处沉积下来。当电子束穿过薄膜时，那些有完整重金属层的部分是电子不透射的。反之，标本所在的地方（这里含有较轻的，因之也没有什么电子散射的原子，例如碳、氢和氧），电子则穿越而过并撞击在记录用的

照像底片上。样品表面上的凹痕或是它的各部分之间的空隙容许重金属溶液透入，从而给样品边界描出了轮廓，并且揭示出样品内部的隆起和凹陷。

用于电子显微镜技术的其它手段，对于观察表面结构，也是很有有效的。最有用的装置是扫描电子显微镜。扫描电子显微镜所成的象给出被检物表面的三维立体观。针形的突起、凹陷，以及宽阔的高坪，在用扫描电子显微镜摄制的显微照片上，醒目地显示出来。

电子显微镜技术虽然是很有力的手段，但需要的是经过固定、染色的，因而也是死亡的材料。于是，尽管人们希望观察动态的生命系统中一连串的事件，但由于电子显微镜在技术上的要求，样品需要杀死之后才能观察。因此，我们看到的不是完整过程的全貌，而只不过是连续进行过程的瞬时的一瞥。为了能够揭示全部过程，电子显微镜工作者当对于他知道是动态的过程（例如肌肉细胞的收缩过程或是溶酶体对外来物体的消化过程）进行研究时，就给许多样品摄取了很多的“静物”照片。然后，他选择出那些看来是恰当的照片，并且试着按一种能再现细胞内发生的事物的连锁顺序将它们排列起来。这就仿佛给了我们各个电影镜头的散乱样品，而要求我们以正确无误的次序来重建完整的活动影片的动作，至于活动的影片中的一幅幅静物画面只不过是零星的样片而已。

但对于光学显微镜工作者来说，对活细胞进行详细观察还是有方法可用的。有两种方法，即相差显微镜术和干涉显微镜术，能够观察生物材料中的许多细胞器的行为和细胞过程。两者都是应用了这一事实，即光通过一种介质的速度取决于此介质的性质，或更明确地说，取决于介质的折射率（介质的折射率的定义是：光在真空中的速度与在该介质中的速度的比值）。细胞不同区域的化学组成、密度和厚度是不同的；这意味着对于这些因素敏感的折射率，在整个细胞的各部分是不同的。折射率的不同，可以藉光线通过折射率不同的区域时行为上的差异而被检视出来。例如，当平行光线穿过折射率不同的各个区域时，则穿过折射率较高区域的光线，要比那些穿过折射率较低区域的光线缓慢得多。如果显微镜的光学系统设计成使这些光线在一共

同点上成象，那么当起源于相位中共同一点（即显微镜照明器）的平行光线达到相位之外的远距点时，由于通过折射率较大区域的光线比别的光线减慢得多，于是可以看到发生干涉现象。这些光线能够彼此在远距点上发生相互抵消的干涉作用。这种由标本中折射率差异所造成的干涉现象，随着其在细胞的不同区域运行，在相差显微镜下可以有显著的明亮度差异而被检视出来。在干涉显微镜中，这些差异则被转变成样品之各个区域在颜色上的不同。

有些细胞具有有序的结构。这种结构或是持续地显示出来（例如在肌肉细胞），或是在细胞周期（例如有丝分裂）的某个特定时刻显示出来。偏光显微镜可以用来检视活细胞中高度有序区域的存有和有序区的动态行为。这种显微镜之所以能够检视此种结构是基于这一事实，即细胞中的某些区域存在着象大分子这样的细胞组分，或是象微管这样的结构成分的高度有序排列，而偏振光是可以同这些区域发生

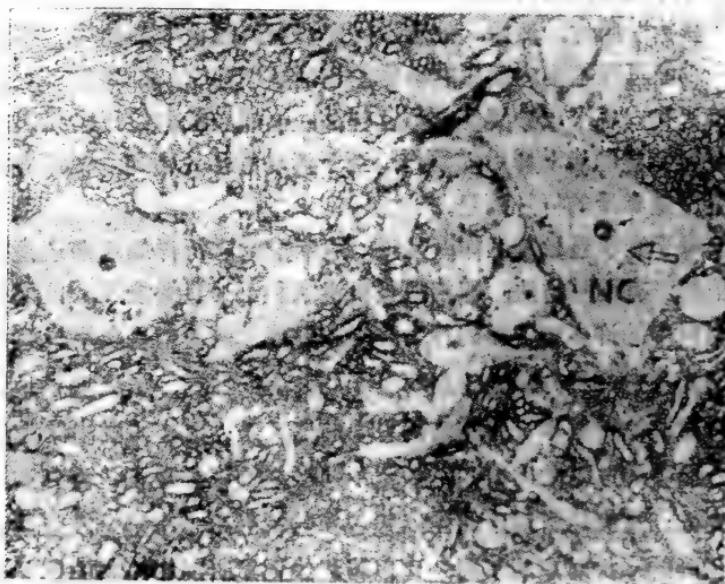


图3.5 小鼠脑组织切片的光学显微照片。小鼠脑标本用戊二醛和甲醛固定，以环氧树脂包埋，切片机切片。可见几个神经细胞 (NC)，其中两个神经细胞具有特别大的细胞核，核内有明显的核仁。435×。（J.E.Johnson博士赠）

强烈的相互作用的。偏振光与细胞中有序区域的这种强烈的相互作用，被显微镜的检偏振器转变成形成对比的明亮和阴暗。通过应用这种方法，可以检视构成有丝分裂器纺锤丝纤维的微管束的高度规则结构的形成和排布。

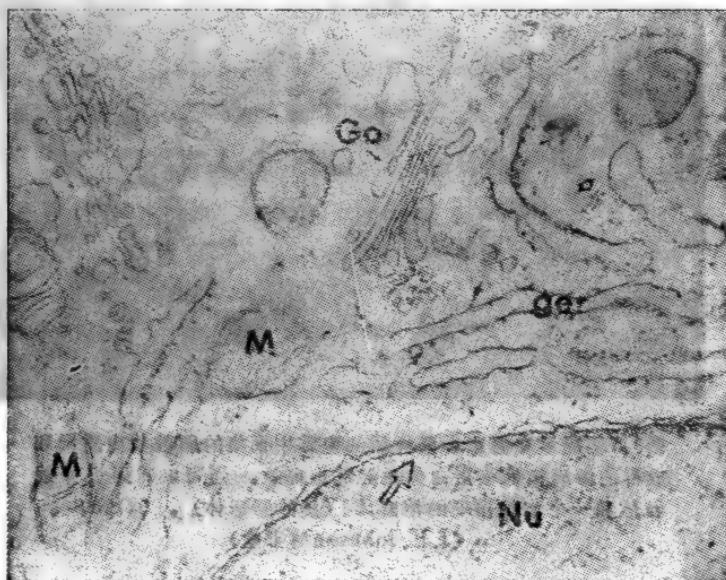


图3.6 生长于组织培养基中的猴肾细胞一部分的电子显微照片（放大倍数32,000×）。它含有在各种细胞类型中可见到的很多细胞器。细胞核（Nu）位于右下角。核孔（空心箭头指处）提供了通向细胞质的出口，细胞质含有许多线粒体（M）、发达的高尔基器（Go）以及大量的颗粒状内质网（ger），内质网上面附着许多小的核糖核蛋白体（小的实心箭头指处）。(J.E.Johnson博士赠)

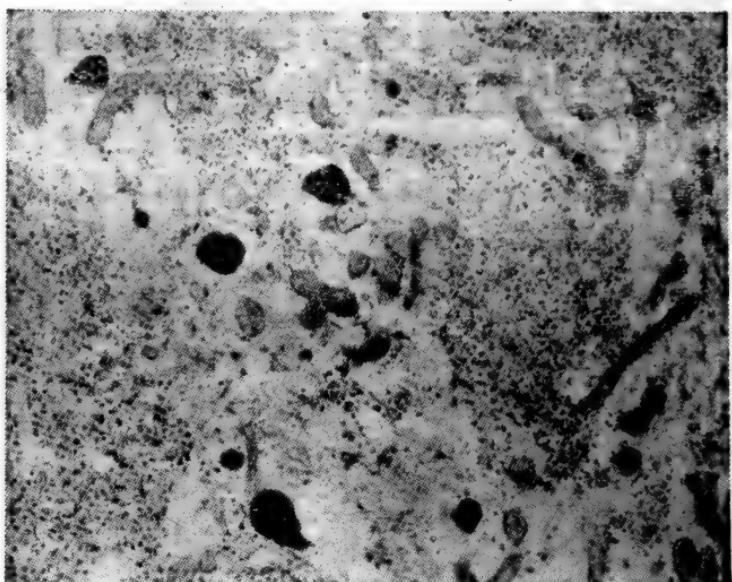


图3.7 图示在健康小鼠神经细胞质中聚集的颗粒状内质网和成群的游离核糖核蛋白体是经常出现的。还可以看到几个线粒体和一个偶然出现的溶酶体（黑的圆形体）。 $9,100\times$ 。

(J.E. Johnson博士赠)

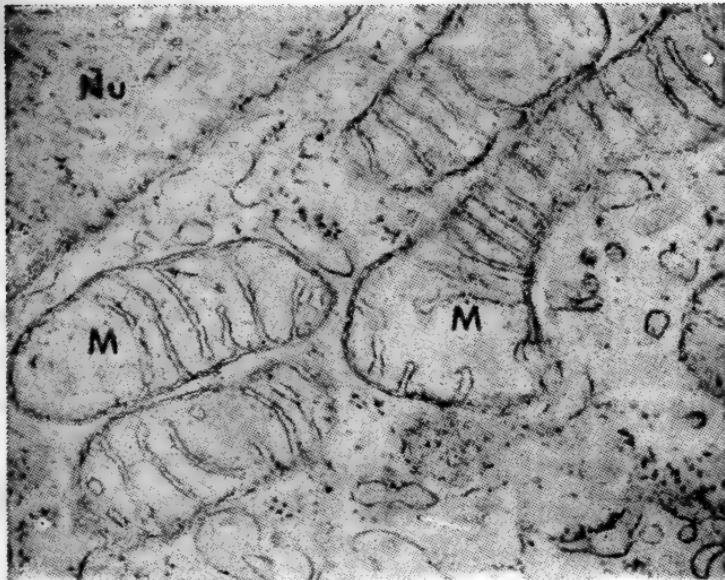


图3.8 猴肾细胞质中的线粒体。内层单位膜的若干部位内摺而形成嵴（箭头指处）。细胞核（Nu）位于视野的左上部  
分。41,000 $\times$ 。（J.E.Johnson博士赠）



图3.9 绿色光合作用藻类菜因衣藻(*Chlamydomonas reinhardtii*)的电子显微照片。显示边缘的细胞壁、细胞核及其核仁，以及单个的巨大叶绿体，后者交错排列着含叶绿素的片层。(Nancy Symmes赠)

## 第四章 生物能学

消耗能乃是生命的一个特征。生物体是高度有序的系统，它们必须消费能以维持其有序状态。能是做功的能力。我们知道有两种能——动能和势能。当正在做着功的时候，所用的能是动能。当并未实际做功的时候，而系统具有做功的本领，此能称为势能。有许多形式的能。我们大家都熟悉热、光和电能。我们每天都在惬意地使用着这些能。但是，许多人却不熟悉我们每天也都在使用着的另一种形式的能——化学能。当你起动汽车的发动机时，蓄电池的化学能转变成电能和机械能而发动了车子。当你点燃煤气的喷嘴时，煤气的化学能转变成热和光。支配能量转换和化学系统的重要和基本的关系，属于化学热力学这个严密的和精致的科学领域。虽然，在这里我们不可能充分领略这些精致的内容，但化学热力学中的某些基本结论，对于我们讨论生命系统中能量的贮存和利用来说却是必需的。

### 能量的守恒和转换

我们知道，能以多种形式出现。在特定条件下，这些不同形式的能是可以互相转换的。在发电厂，燃料的化学能通过燃烧而转变成热能。所产生的热能的一部分（如我们将会了解的，绝不会是全部）通过汽轮机转变成机械能。这种机械能在称为发电机的设备里转变成电能。诚然，一种形式的能转变成另一种形式的能是可能的，但在化学反应过程中，

能量却不能造出来和消灭掉<sup>1)</sup>。热力学第一定律的表述是：在化学反应过程中，能量不能自生和自灭。这个定律是很确切的，因为它实际上是说，在一个反应开始时所存在的能量，在反应终了时，这种能量虽然形式或许不同，却仍然是存在的。虽然，在化学反应过程中，系统内的能确实可以改变形式，但不同类型的能所能进行的相互转变的类型却是有限的。例如，一个化学反应可以一种或是产生热能或是产生电能的方式进行。由反应产生的所有电能，可全部转变成有用的功，但反应所产生的热能却不可能全部转变成有用的功。热力学第二定律就是讨论热能与各种其它形式的能量相互转换的局限性。应用热力学第二定律的概念，导出了化学反应的热与其所能产生的有用功的能量之间的下列关系式，即对于任何反应



我们可以写成

$$\Delta F = \Delta H - T \Delta S$$

[符号 $\Delta$ 读作“…的改变量”，符号 $F$ 为自由能； $H$ 为热焓（热函）； $S$ 为熵，而 $T$ 为绝对温度<sup>2)</sup>]。

量 $\Delta H$ 代表由反应消耗或释放的热能数量。熵的变化量 $\Delta S$ ，可以大致理解为代表此系统内的有序状态的变化。熵值的大的和正的改变，代表了由比较有序状态向比较无序状态的过渡。任何想使屋顶阁楼或地下室保持整洁的人都知道，从整洁（有序）状态向脏乱（无序）状态过渡是有极大的可能性的。而且按照热力学第二定律，像活机体这样高度

1) 现代物理学证明，在特殊的情况下，能量可以转变成物质，反之亦然。

2) 绝对温度或开氏温度是指摄氏温标的度数+273所表示的温度，0 K = -273°C。

有序的系统，只有通过持续不断地消耗能量，才能暂时地保持其高度的有序状态。方程式也包含 $\Delta F$ ，它代表反应所产生的或所消耗的可用于作有用功的能量。 $\Delta F$ 的符号和量值是一个化学反应是否能够发生的基本的和重要的依据。如果一个反应的 $\Delta F$ 是负的，则这个反应将会释放能量，并且可以自发地进行。如果 $\Delta F$ 是正的，此反应将消耗能量，并且除非向反应系统供给能量，否则反应不会进行。当 $\Delta F$ 为零时，则反应处于平衡状态，并以相等的趋势向两个方向进行。必须指出， $\Delta F$ 的符号和量值只决定一个反应是否可能进行，而不表明反应发生得快慢。反应的动力学——反应速度——将取决于在任何给定瞬间存在的有反应活性的分子比数多少。简而言之，热力学的讨论告诉我们一个反应是否能够发生，而动力学的讨论则是告诉我们一个反应在什么时候发生。

## 生物能与ATP

对生物系统的反应和功能的研究表明，它们可以分成两大类：

放能反应，产生有用能的反应，例如光合作用和呼吸作用。

吸能反应，消耗能量的反应，例如肌肉收缩的化学反应，或蛋白质和核酸的合成反应。

很明显，为了生命过程的运转，必须以某种方式使放能反应所释放的能量可供需能反应所利用。多年来的研究已经证明，一个相对简单的化合物三磷酸腺苷（ATP）是生物系统的产能反应和需能反应之间的联系环节。

ATP产生的热力学可由下式表示：



由于这一反应的自由能变化是大的和正的，所以这个反应是不能自然发生的。必须向这反应系统提供能量才能使这个吸能反应得以进行。细胞中有一些放能过程，其首要作用就是供给ATP合成所需的能量。这些放能过程所产生的由ATP携带的能量，被细胞用来发动吸能功能。ATP(其结构如图4.1所示)的可利用能是化学能。这种代谢上可利用的化学能蕴藏于ATP的α和β磷酸基团与β和γ磷酸基团之间的化学键中。这些键的水解(加水分解)产生大量的能。水解时能够放出大量能量的键就叫做高能键，如图4.1中所示，以~号标出。

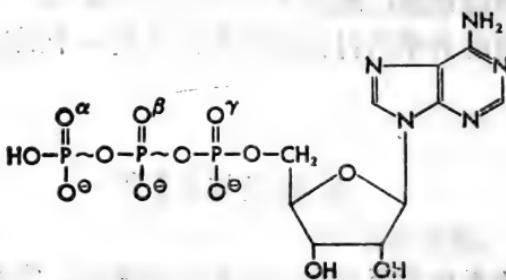


图4.1 三磷酸腺苷(ATP)的结构

虽然代谢上可利用的能量的主要携带者是ATP，但还有其它一些高能化合物存在于细胞之中。在图4.2中我们可以看到四种类型通常参与细胞代谢作用的高能键的例子。审视一下就会发现，其中有些是ATP的密切类似物，而另一些，

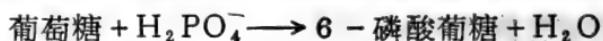
1) 1千卡(1 kcal) = 1,000卡。1卡是1克水的温度从14.5°C升到15.5°C所需的能量。因而，1千卡代表1,000克水自温度14.5°C升到15.5°C所需的能量；换言之，即10克水自0°C(水的冰点)升到100°C(水的沸点)所需的能量。

例如在肌肉收缩中起重要作用的磷酸肌酸，则十分不同。重要的是我们必须记住，尽管这些高能化合物在结构上相互之间可以截然不同，但有一个特点它们是共同的，即在水解作用时它们都能够释放出大量的能量。

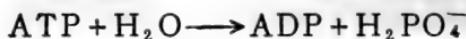
类型	示例
酸酐	$\begin{array}{c} \text{O} & \text{O} \\ \parallel & \backslash \\ \text{C} & -\text{O} \sim \text{P}-\text{OH} \\   &   \\ \text{H}-\text{C}-\text{OH} & \text{OH} \\   \\ \text{CH}_2-\text{O}-\text{P}-\text{OH} \\   \\ \text{OH} \end{array}$ <p>1,3-二磷酸甘油酸 (不需氧产能作用的 一种关键性中间产物)</p>
烯醇磷酸	$\begin{array}{c} \text{O} & \text{O} \\ \parallel & \backslash \\ \text{C}-\text{OH} & \text{O} \\   &   \\ \text{C} & -\text{O} \sim \text{P}-\text{OH} \\   &   \\ \text{CH}_2 & \text{OH} \end{array}$ <p>磷酸烯醇式丙酮酸 (不需氧产能作用的另一种 重要的中间产物)</p>
N-P 键	$\begin{array}{c} \text{O} & \text{H} & \text{NH} \\ \parallel & & \parallel \\ \text{HO}-\text{P} & \sim & \text{N}-\text{C}-\text{N}-\text{CH}_2-\text{COOH} \\   & &   \\ \text{OH} & & \text{CH}_3 \end{array}$ <p>磷酸肌酸 (肌肉中一种重要的高能化合物)</p>
硫酯	$\begin{array}{c} \text{O} \\ \parallel \\ \text{CH}_3-\text{C} \sim \text{S}-\text{辅酶 A} \end{array}$ <p>乙酰辅酶 A (能及脂肪代谢中很重要的 一种已知的而结构复杂的物质)</p>

图4.2 不同类型高能化合物示例

现在我们该讨论一下细胞是如何利用ATP发动吸能反应的。做一次计算练习，即可表明答案无疑是很简单的。细胞利用ATP可使原为吸能的反应放能。请看下面：



$$\Delta F^\circ = + 3 \text{ 千卡 (1)}$$



$$\Delta F^\circ = - 7 \text{ 千卡 (2)}$$

代数和为：



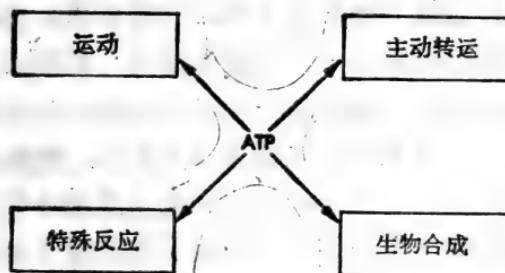
$$\Delta F^\circ = - 4 \text{ 千卡 (3)}$$

反应(1)是吸能反应，它有正的自由能变化，因而不能自动地进行。反之，反应(2)进行时产生大量的负的自由能变化，因而它是放能反应，能够自动地进行。一个自动过程(2)和一个非自动过程(1)，通过偶联成为反应(3)，总反应就变得能够自动发生。只要伴随着这些过程的自由能变化的代数和是负的，就能够这样。在有些(但不是所有)情况下，ATP的能量是通过转移γ磷酸基团而导入的，例如6-磷酸葡萄糖的合成。在某些过程，例如蛋白质及核酸的合成过程中，是利用了ATP的α与β磷酸基团之间的键能。不管情况如何，这些过程仍是以这样的方式将放能反应和吸能反应偶联起来，使总反应过程以放能的方式进行。

### ATP的作用和合成

由ATP供能的反应所涉及的范围十分广泛。这个关键性代谢物的用途可总结如下。

许多具有生命意义的生物合成，例如蛋白质、核酸及碳水化合物的合成，都需要能。这种能直接或间接地由ATP提



供。许多直接的和间接的证据表明，ATP参与主动的细胞运动，例如肌肉收缩和细胞质的川流运动等。细胞还利用ATP给在主动转运中克服浓度梯度的离子物质的摄取和排泌作用提供所需的能量，这种主动转运对于像神经传导这样的过程是必不可少的。还有一些特化的能量释放反应，例如萤火虫发光和某些鳗类产生电流等，也需要ATP。

我们发现，所有的生命都利用一种、或更经常地合用三种代谢方式——发酵、呼吸和光合作用——从环境吸取能并制造ATP。发酵和呼吸是利用食物中的能来产生ATP，在光合作用中，植物则将捕获的光能的一部分贮存在ATP的化学键中。

### 氧化还原作用与能的产生

我们差不多天天在不知不觉地利用着氧化还原反应所产生的能量，来完成许多有用的工作。燃烧就是一个恰当的典型例子：在燃烧过程中，氧气与有机物质（例如，煤或汽油）化合而产生热和光。另外一类例子则是汽车的蓄电瓶或闪光信号灯的干电池中发生的反应。蓄电瓶或干电池中所产生的能是电能，这种能的本身以电流的形式表现出来。电流的流动是因为电瓶在一个格子里含有电子供给体，另一格子含有

电子受纳体。这些分隔的格子通常叫做电极。当在两个电极之间为电子传递而安上一个适宜的通路，例如连上电线，电子的传递就会进行。电子从一个电极向另一个电极转移的趋势，取决于两个电极间的电位差 ( $\Delta E$ )。电位差的大小以伏特计量，并决定于电子供给体和电子受纳体的性质。电位差是一个电极格子中与另一电极格子中的电子能量之差的量度。一个特定的氧化还原反应所能产生的电位差与这个反应中所发生的自由能变化 ( $\Delta F$ ) 成正比。所以，如果我们知道了这种电位差，就能通过下列的关系式计算出该反应所能完成的有效功的数量：

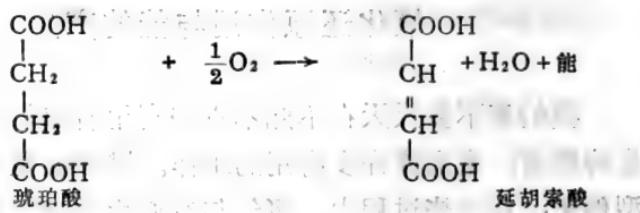
$$\Delta F = nf\Delta E$$

这里  $\Delta F$  = 自由能变化

$n$  = 每分子反应中电子转移的数目

$f$  = 96,500, 每摩尔电子的库仑数

这方面的讨论与蓄电池的工作和设计的关系是清楚的。它对于生物能学也是很重要的。细胞从其环境吸取能的许多过程都是以氧化还原反应为基础的。许多类型的细胞中能产生的一个重要途径，可以用电子从琥珀酸传递到氧的反应序列来代表。这个反应序列可总结为：



这个氧化还原反应系统产生的电位差是0.79伏。已知在此反应中有2个电子被转移，我们可以计算1克分子琥珀酸氧化过程中释放的能量如下：

$$\Delta F = nf\Delta E$$

对于琥珀酸的氧化作用:  $n = 2$ ,  $\Delta E = 0.79$  伏

代入上式:  $\Delta F = (2)(96,500)(0.79) = 152,000$  焦耳

从生物能学考虑, 以卡表示能量比用焦耳更方便。因为 1 卡 = 4.18 焦耳, 所以

$$\frac{152,000}{4.18} = 36,200 \text{ 卡或 } 36.2 \text{ 千卡}$$

亦即当 1 克分子琥珀酸氧化成延胡索酸和水时, 可有 36.2 千卡被用来做有用功。这是一个巨大的能量; 我们人体大多每 24 小时只消耗 3,000—4,000 千卡。正如我们将要指明的, 在进行呼吸作用的细胞中, 翡翠这样的氧化还原反应所释放出来的能量几乎有一半被用于合成 ATP。

### 人体系统中能的利用

如果说细胞要耗能, 那么细胞所组成的有机体也必定要耗能。如我们前面指出的那样, 在细胞水平上, 能被用于主动转运、运动、生物合成以及各种像发光这样的特殊反应。当我们考查能在多细胞有机体中的用途时, 我们发现, 在有机体整体水平上耗能的许多基本目的与在个体细胞所发现的相同。假如我们研究像人体这样的温血有机体利用能的途径, 我们就会发现, 在人体, 能量主要是用来完成生长和维持内功和外功, 以及保持体温等这样一些目的。

生长和维持都需要依靠生物合成性作功, 来合成生长过程中增添新组织所需的分子, 以及维持过程中修补和更换废旧组织所需的分子。内功包括供神经传导、肌肉收缩、尿的浓缩, 以及像糖和氨基酸这样的食物分子从肠道进入血流等所需的主动转运过程。更明显可见的是身体肌肉内在地和外现地完成的机械功。这样功采取了各种不同的形式: 从心肌的持

续不断地泵送血液，直到使躯体能够行走或奔跑的骨骼肌的运动等，都是机械功的体现。最后，由于温血动物有较多的时间是在温度低于其体温的环境中度过的，所以必须有一些能量以热的形式供给机体，才能保持体温与外界温度之间的温差。

在人类机体，由肠道和食物所吸收的100多卡能量中，仅约22%表现为做各种功；大部分食物能量均以热的形式消散。这是因为能量转化的生物学机制，与其机械的对应物一样，效率不是百分之百的。在食物化学能转变成机械能或电能的过程中，它们大量地产生热能。不过，有效地用于做外功和内功的能量，仍与以食物形式取得的能量（即使仅仅是其中一部分）成正比。因此，难怪乎在职业上做外功较多的人，虽然要比体力消耗较少的人消耗更多卡数的热量，但前者的体重并不增加。而且，那些消耗着大量卡数的能量，但很少做外功的人，其所消耗的卡数大部分是转变成肥胖的肚子、肥厚的下巴以及丰满的臀部和四肢。

已经弄清，有相当的能量是用来维持机体的基本生命过程的。甚至当动物静息（例如入睡）的时候，用于维持组织的生物合成的化学功，也仍然在继续地做着。不管机体是在活动还是在休息，呼吸、循环、神经及排泄系统都在继续执行功能，并且消耗能量。可以肯定，为了维持机体的生命，必须保留一定水平的代谢活动。这个代谢水平就叫做基础代谢率（BMR），可以藉测定机体在静息时释放的热量来测量。在男人，BMR为每公斤体重每小时0.97千卡。身体的某一特定部分产热的数量，并不总是与其重量大小成正比的。从脑产热的测量表明，虽然此器官只有总体重的2%左右，但它所产的热却占全身静息时产热的16%。BMR（定义如上）可以用来获得关于负责调节能量利用系统的功能的

情况。若BMR显著偏离平均值，即表明身体对能量代谢的调节存在缺陷。

甲状腺功能失常是在某些病人中引起BMR 病理性升高或降低的常见原因。甲状腺激素——甲状腺素生成过多可导致BMR升高，因为甲状腺素使食物氧化作用加强，从而增加热量的产生。激素生成过多可能反映甲状腺的增大并伴有产生激素的细胞增加，如甲状腺肿或甲状腺癌。激素产生过多也可能发生在大小正常而受到过来自垂体腺的过量促甲状腺激素(TSH)的过度刺激的甲状腺。另一方面，甲状腺素产生不足，会造成产能率过低，这可能是由于垂体的刺激过低的结果。激素产生不足也可因碘（甲状腺素分子的结构组分）的供应不足而造成，当膳食中含碘太少时就会发生这种情况。

显然，复杂有机体中能量产生的调节包括许多因素的相互作用。基本上，能量是在细胞水平上产生和利用的，但细胞反应的范围和方向受其它因素（营养因素和激素因素）的影响。食物供给营养，其中的化学结构有待通过呼吸作用和发酵作用的细胞过程而转变成生物可利用形式的能。合适的膳食也供给甲状腺素合成所必需的碘，而甲状腺素是甲状腺产生的一种关键性的调节激素。甲状腺的活动处于垂体产生的激素分泌物的影响之下，而垂体腺的活动又受到神经因素和激素因素（包括甲状腺的激素产物）的复合作用的控制。很明显，能量代谢的调节，像许多其它生物学过程一样，依靠几个组分的相互反馈作用来保持一个恒定的、适宜的内环境。

## 第五章 生物催化作用

给予绿色植物以空气、水、少许矿物质和阳光，它就能够制造为机体的维持、生长和发育所必需的各种物质。绿色植物除了具有这种非凡的合成能力之外，还具有多方面的能力和调控作用。在植物体内有各种各样的化学反应在迅速地和大规模地进行着。但这些化学反应并不是杂乱无章的。植物的生命机能要求有适当的物质材料如数地和及时地制造出来，以满足生长和发育之需。产生这些形形色色的微妙的化学反应并对它们进行高度控制的能力，皆寓于植物的细胞之中。这些细胞作为天然的化工厂在多面性和精确性方面，都是最大的和技术最先进的现有的或设计中的人类建造的化工厂所不能匹敌的。

一切生物体的细胞中都进行着新陈代谢这一有序的化学转变过程。在绿色植物中，代谢过程的显著特点是起始物质（空气，水和矿物质）的简单性与最终产物（绿色植物）的复杂性之间的鲜明对比。对任何生物系统中新陈代谢的严密考察，都表明它是由许多不同的反应交织而成的错综复杂的网络，其中每一个反应都是高度特异的和被严密控制的，这样才能适应整体的全面需求。虽然关于细胞如何进行其化学变化方面的知识还远不完备，但是多年来的生物化学研究已在一定程度上阐明了新陈代谢的机理和途径。我们以生物催化作用为着眼点，来开始探讨细胞化学，因为生物催化作用作为新陈代谢的策动者和指引者，具有根本的重要性。

## 催化作用和催化剂

在化学反应的过程中，反应物分子必须互相碰撞，才有可能形成化学键。并不是所有的碰撞都能引起化学反应；只有那些高能分子的碰撞，才能导致化学键的形成。这种为化学反应所必需的能称为活化能，其大小因反应不同而异。如图5.1所示，在分子总体中的能量分布是依赖于温度的。在任何给定温度下，大多数分子属于给定的中等能量范围，但小部分分子具有比中间数值高得多或低得多的能量。对于一个需要一定活化能的反应，分子总体中只有一部份分子有足够的能量而成为有效的反应物。在一特定温度下，如果这部份高能分子比数很小，只有少量能发生反应的分子，则反应将进行得很慢。假若温度升高，总体中反应分子比数将会增加，反应速度就会加快。

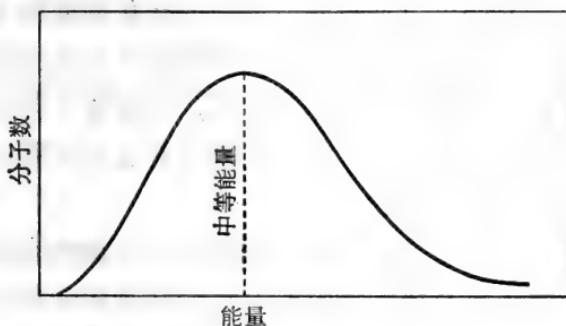


图5.1 分子群体中能量的理想分布

例如，葡萄糖（生物系统中广泛存在的单糖）可被分子态氧氧化而产生水、二氧化碳和能量。此反应所需的时间则依反应条件的不同而异。如果你拿擦着了的火柴去点燃一方块葡萄糖，这块方糖几秒钟之内就会烧掉。反之，如果你只

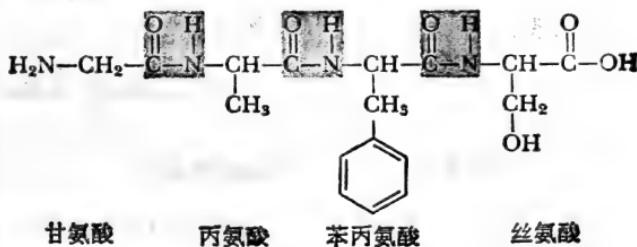
是简单地将葡萄糖暴露在37℃左右(体温)的空气中，即使经过几天，也只有微不足道的一点葡萄糖与空气中的氧发生反应。在某些场合，例如在蒸汽机的运转或在铁矿石的加工中，完全可以预期，采用高温，基本反应以较高的速度进行。虽然很明显，活机体不能耐受通常用于蒸汽机或钢炉的高温；然而，在生命系统固有的、温和的温度和压力条件下，大量的反应却在高速度地进行。例如，若喂给大鼠放射性葡萄糖，可以证明几分钟之内就有一部分葡萄糖与氧化合而产生二氧化碳、水和能。实际上，这种给天然活体系统提供运动、维持体温和工作所需能量的葡萄糖氧化作用，在大鼠及其它有机体中是持续不断地进行着的。像葡萄糖氧化这种在温和条件下不能迅速进行的反应，若加入某种生物材料的特制提取物，就可以迅速进行。这是因为活体系统中含有一系列叫做酶的催化剂，它们的功能就是调节和提高生物系统的化学反应速度。

催化剂是一些可以通过降低反应的活化能而增加反应速度的化学物质。活化能愈低，则具有足以发生反应的能量的分子比数就愈高。重要的是必须注意，虽然催化剂通过参加反应的中间步骤以降低活化能，但是它在反应过程完成时，基本上没有发生什么变化。

催化剂有许多类型，从简单的金属到复杂的有机分子都有。只存在于生物系统中的酶是已知催化剂中最复杂和最灵敏的一种。由于任何一个活细胞都要完成大量的各种各样的反应，所以它必须含有数百种不同类型的酶，而每种酶只能催化一种特殊类型的反应。虽然存在着种类繁多的酶，然而所有已经研究过的酶都具有共同的结构基础——它们都是蛋白质。因此，考查一下蛋白质的性质，对于酶学(即研究酶的科学)的讨论是必要的。

## 蛋白质的性质

蛋白质是高分子（分子量超过2,000道尔顿的大分子），要比氢原子大几千甚至几十万倍。它们都是多聚物（多聚物是由许多叫做单体的小分子结合成的大分子），含有特征性的不同比例的相同的20种氨基酸（其中的18种示于图5.2）中的一部分或全部。正像水分子（H<sub>2</sub>O）总是含有二个氢原子和一个氧原子一样，一个特殊种类的蛋白质也总是含有特征性的和固定数目的氨基酸。蛋白质是具有一定组成和一定结构的分子，这一事实可以用图5.3中的资料来说明，该图绘示出几种蛋白质的氨基酸组成和顺序。在蛋白质中，氨基酸彼此之间，由一个氨基酸的氨基与另一个氨基酸的羧基，通过称为肽键的化学键而连接成直线形顺序。藉肽键连接在一起的氨基酸链称为多肽。这样一种链（其中的某些键用阴影方框圈起）表示如下：



一种四单位的多肽。（肽键以阴影方框圈起）

必须强调指出，多肽链中氨基酸的顺序或次序在每种蛋白质都是特征性的和独特的。因此，仅从20种氨基酸单体就能够构成数目极其巨大的蛋白质分子。我们只要简单地计算一下，就可以算出有可能形成的蛋白质分子的数目。想一下，N个不同的物体能够汇集成N!种含N个物体的组合。这就是

简单氨基酸	
$\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{OH}$	L-甘氨酸
$\text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}}-\text{C}-\text{OH}$	L-丙氨酸
$\text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\underset{\text{CH}_3\text{ NH}_2}{\text{CH}}}-\text{CH}-\text{C}-\text{OH}$	L-缬氨酸
$\text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\underset{\text{CH}_3\text{ NH}_2}{\text{CH}}}-\text{CH}_2-\text{CH}-\text{C}-\text{OH}$	L-亮氨酸
$\text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\underset{\text{CH}_3\text{ NH}_2}{\text{CH}_2-\text{CH}}}-\text{CH}-\text{C}-\text{OH}$	L-异亮氨酸
$\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\underset{\text{OH}\text{ NH}_2}{\text{CH}}}-\text{C}-\text{OH}$	L-丝氨酸
$\text{CH}_3-\overset{\text{O}}{\underset{\text{OH}\text{ NH}_2}{\text{CH}}}-\text{CH}-\text{C}-\text{OH}$	L-苏氨酸
带环的氨基酸	
$\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}}-\text{C}-\text{OH}$	L-苯丙氨酸
$\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\underset{\text{OH}}{\text{CH}}}-\text{C}-\text{OH}$	L-酪氨酸
带酰胺的氨基酸	
$\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}}-\text{C}-\text{OH}$	L-天冬酰胺
$\text{NH}_2-\overset{\text{O}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}}-\text{C}-\text{OH}$	L-精氨酸
$\text{NH}_2-\overset{\text{H}}{\overset{\text{O}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{C}}}}-\text{N}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\overset{\text{O}}{\underset{\text{NH}_2}{\text{CH}}}-\text{C}-\text{OH}$	L-谷氨酰胺

图5.2 蛋白质中的20种氨基酸

说，由两个氨基酸以所有可能的方式连接在一起，能够形成 $2!$  ( $2 \times 1$ ) 个或两个不同的二肽。以更多数量的氨基酸所能形成的较大肽类的数目列举如下：

(不同氨基酸数目)	$N!$
2	$(2)(1) = 2$
3	$(3)(2) = 6$
4	$(4)(3)(2) = 24$
5	$(5)(4)(3)(2) = 120$

$$20 \qquad \qquad \qquad 2.4 \times 10^{18}$$

$2.4 \times 10^{18}$  这个数字是假定 20 种不同氨基酸在一个 20 个单位的多肽中各只出现一次而计算出来的。假如我们考虑 50 或 100 个单位的多肽，其中有这些相同的 20 种氨基酸用于形成一种序列，但有的要重复出现，则这个数字就会显著增大。因为蛋白质能够含有 200 个以上的氨基酸单位，所以十分明显，用同样的 20 种基本氨基酸的不同组合作为基本组件，就可以形成天文数字的蛋白质。

蛋白质太复杂，以致根据其氨基酸组成的详情，以及这些氨基酸在蛋白质多肽链中顺序的确定，尚不足以完整地描述一种蛋白质的结构。这是因为蛋白质的三维排布乃是其性质和生物活性的关键性决定因素。一般认为（如图 5.4 所示），蛋白质的结构必须至少在三个，有时是四个结构水平上来描述。

1. 一级结构
2. 二级结构
3. 三级结构
4. 四级结构

蛋白质的一级结构是指构成蛋白质多肽单链或复链的氨基酸

### 功能

#### 〔A〕血红蛋白（人）

血红蛋白是脊椎动物红细胞中的重要的运氧分子，正常时以两个 $\alpha$ 链和两个 $\beta$ 链组成的四聚体形式存在。

### 氨基酸组成

#### $\alpha$ 链

21 Ala	1 Cys	8 Asp	4 Glu
7 Phe	7 Gly	10 His	0 Ile
11 Lys	18 Leu	2 Met	4 Asn
3 Tyr	7 Pro	1 Gln	3 Arg
11 Ser	9 Thr	13 Val	1 Trp

氨基酸总数=141

#### $\beta$ 链

15 Ala	2 Cys	7 Asp	8 Glu
8 Phe	13 Gly	9 His	0 Ile
11 Lys	12 Leu	1 Met	6 Asn
3 Tyr	7 Pro	3 Gln	3 Arg
5 Ser	7 Thr	18 Val	2 Trp

氨基酸总数=146

#### 〔B〕生长激素（人）

生长激素是垂体分泌的，它影响着多种对生长及发育极为重要的代谢途径，儿童期及青春早期中此种激素过多可造成8英尺高的巨人，另一方面，分泌过少则生成只有3—4英尺高的侏儒。

7 Ala	4 Cys	15 Asp	20 Glu
13 Phe	8 Gly	3 His	8 Ile
9 Lys	25 Leu	3 Met	5 Asn
8 Tyr	8 Pro	6 Gln	10 Arg
18 Ser	10 Thr	7 Val	1 Trp

氨基酸总数=188

#### 〔C〕溶菌酶（鸡）

溶菌酶水解一类多糖，这种多糖是许多细胞的细胞壁的重要组分。由于此酶的作用，敏感性细菌的细胞壁被破坏，造成细菌死亡，鸡溶菌酶在抵抗入侵细菌方面起重要作用，人泪中存在的此酶的形式稍有不同，在保护眼粘膜抗感染方面起重要作用。

12 Ala	8 Cys	8 Asp	2 Glu
3 Phe	12 Gly	1 His	6 Ile
6 Lys	8 Leu	2 Met	13 Asn
3 Tyr	2 Pro	3 Gln	11 Arg
10 Ser	7 Thr	6 Val	6 Trp

氨基酸总数=129

图5.3 三种蛋白质的形象——它们的功能，组成和一级结构

## 多肽链中的氨基酸性质

$\alpha$ -链



Ser-Leu-Phe-Met-Arg-Glu-Leu-Ala-Glu-Ala-Gly-Tyr-Glu-Gly-Ala-His-Ala-Gly  
 Phe-Pro-Thr-Thr-Lys-Thr-Tyr-Phe-Pro-His-Phe-Asp-Leu-Ser-His-Gly-Ser-Ala  
 Ala-Val-Ala-Ala-Asn-Thr-Leu-Ala-Asp-Ala-Val-Lys-Lys-Gly-His-Gly-Lys-Val-Gln  
 His-Val-Asp-Asp-Met-Pro-Asn-Ala-leu-Ser-Ala-leu-Ser-Asp-Leu-His-Ala-His  
 Val-Leu-Leu-Cys-His-Ser-Leu-Leu-Lys-Phe-Asn-Val-Pro-Asp-Val-Arg-Leu-Lys  
 Thr-Leu-Ala-Ala-His-Leu-Pro-Ala-Glu-Phe-Thr-Pro-Ala-Val-His-Ala-Ser-Leu  
 $\text{H}_2\text{N}-\text{Arg}-\text{Tyr}-\text{Lys}-\text{Ser}-\text{Thr}-\text{Leu}-\text{Val}-\text{Thr}-\text{Ser}-\text{Val}-\text{Ser}-\text{Ala}-\text{Leu}-\text{Phe}-\text{Lys}-\text{Asp}$

$\beta$ -链



Tyr-Val-Val-Ieu-Leu-Arg-Gly-Leu-Ala-Glu-Gly-Gly-Val-Glu-Asp-Val-Asn-Val  
 Pro-Trp-Thr-Gln-Arg-Phe-Phe-Glu-Ser-Phe-Gly-Asp-Leu-Ser-Thr-Pro-Asp-Ala  
 Phe-Ala-Gly-Leu-Val-Lys-Lys-Gly-Ala-Lys-Val-Lys-Pro-Asn-Gly-Met-Val  
 Ser-Asp-Gly-Leu-Ala-His-Leu-Asp-Asn-Leu-Lys-Gly-Thr-Phe-Ala-Thr-Leu-Ser  
 Gly-Leu-Leu-Arg-Phe-Asn-Glu-Pro-Asp-Val-His-Leu-Lys-Asp-Cys-His-Leu-Glu  
 Asn-Val-Leu-Val-Cys-Val-Leu-Ala-His-His-Phe-Gly-Lys-Glu-Phe-Thr-Pro-Pro  
 His-Ala-Leu-Ala-Asn-Ala-Val-Gly-Ala-Val-Val-Lys-Gln-Tyr-Ala-Ala-Gln-Val  
 $\text{Lys}-\text{Tyr}-\text{His}-\text{NH}_2$

$\gamma$



C-leu-Arg-His-Ala-Phe-Glu-Val-Pro-Glu-Leu-Trp-Ser-Ile-Leu-Glu-Leu-Ser-Leu  
 His-Gln-Leu-Ala-Phe-Asp-Thr-Tyr-Glu-Glu-Phe-Glu-Glu-Ala-Tyr-Ile-Pro-Lys  
 Ser-Ser-Phe-Cys-Leu-Ser-Thr-Glu-Pro-Asp-Gln-Leu-Phe-Ser-Tyr-Lys-Gln-Glu  
 Ile-Glu-Ser-Asp-Pro-Pro-Thr-Arg-Glu-Glu-Thr-Gln-Lys-Ser-Asp-Leu-Glu-Leu  
 Val-Asp-Ser-Asn-Ser-Ala-Gly-Tyr-Vol-Leu-Ser-Asn-Ala-Phe-Vol-Ser-Arg-Leu  
 Tyr-Asp-Leu-Leu-Lys-Asp-Leu-Glu-Glu-Gly-Ile-Glu-Thr-Leu-Met-Gly-Arg-Leu  
 Phe-Lys-Ser-Tyr-Thr-Glu-Lys-Phe-Ile-Gln-Gly-Thr-Arg-Gly-Ser-Pro-Asp-Glu  
 Asp-Thr-Asn-Ser-His-Asn-Asp-Asp-Ala-Leu-Leu-Lys-Asp-Tyr-Gly-leu-leu-Tyr  
 Cys-Gln-Val-Ile-Arg-Leu-Phe-Thr-Glu-Val-Lys-Asp-Met-Asp-Lys-Arg-Phe-Cys  
 Arg-Ser-Val-Glu-Gly-Ser-Cys-Gly-Phe-NH<sub>2</sub>

$\delta$



Glu-Phe-Lys-Ala-Ala-Cys-Val-Trp-Asn-Gly-Leu-Ser-Tyr-Gly-Arg-Tyr-Asn-Asp  
 Ser-Asn-Phe-Asn-Thr-Gln-Ala-Thr-Asn-Arg-Asn-Thr-Asp-Gly-Ser-Thr-Asp-Tyr  
 Gly-Pro-Thr-Arg-Gly-Asp-Asn-Cys-Trp-Trp-Arg-Ser-Asn-Ile-Gln-Leu-Ile-Gly  
 Ser-Arg-Asn-Leu-Cys-Asn-Ile-Pro-Cys-Ser-Asn-Ser-Asp-Ile-Thr  
 Ala-Asn-Met-Gly-Asp-Gly-Asp-Ser-Val-Ile-Lys-Lys-Ala-Cys-Asn-Val-Ser-Ala  
 Trp-Val-Ala-Trp-Arg-Asn-Arg-Cys-Lys-Gly-Thr-Asp-Val-Gln-Ala-Trp-Ile-Arg  
 $\text{H}_2\text{N}-\text{Leu}-\text{Arg}-\text{Cys}-\text{Gly}$

A.人血红蛋白；B.人生长激素；C.鸡溶菌酶。

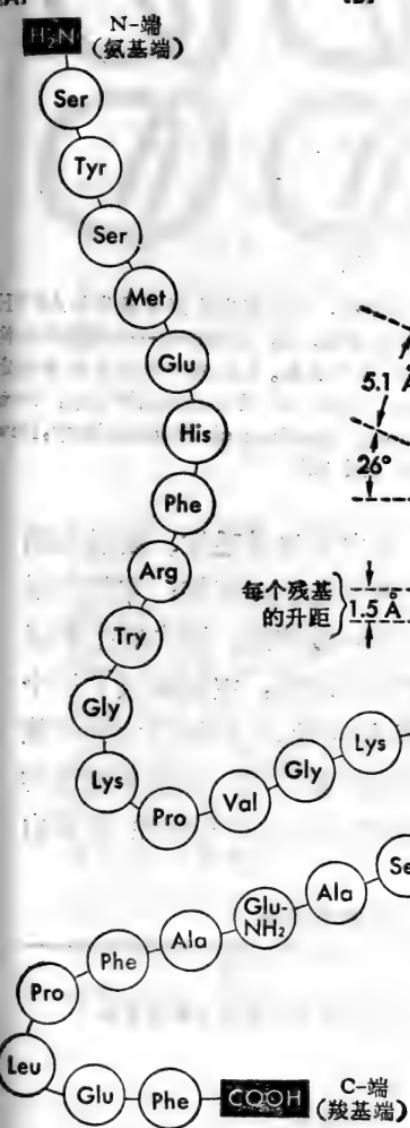
连接的顺序或次序。由于这些氨基酸含有能够相互作用（例如通过氢键而作用）的基团，所以又产生了更高水平的结构。蛋白质的二级结构是描述多肽链三维折叠或盘曲的情况，这些折叠或卷曲是由于链的这一段上肽键的氧原子，与链的另一段上肽键的连接于氮原子上的氢原子之间形成氢键而造成的。这种相互作用使得蛋白质呈现一种螺旋的，或在某些蛋白质（例如组成毛发纤维的角蛋白）中的折叠片层的规则构象。此外，链的一段上的氨基酸与另一区域的氨基酸的相互作用，造成多肽链的特征性折叠（见图5.4），这就是蛋白质的三级结构。许多蛋白质含有二条或更多条肽链作为亚基。含有许多链的复杂蛋白质（例如血红蛋白，它有四条多肽链），其多肽亚基的排布则属于蛋白质的四级结构。

关于蛋白质结构的详细情况是不大容易得到的。你必须（1）分离出特定的蛋白质；（2）得出氨基酸组成；（3）确定单链或复链中氨基酸的顺序，以及（4）揭示蛋白质的一定的三维结构。所有这四个步骤，一个比一个难，需要应用特殊的方法和高度熟练的技术。为了说明得到蛋白质结构情况的难度，你应该记得，自然界必定存在着千万种不同类型的蛋白质分子，但只有几千种被分离出来，而且它们的氨基酸组成也有待于确定。已经完全确定了排列顺序的不过千余种，已确定了三维结构的只有一、二十种。

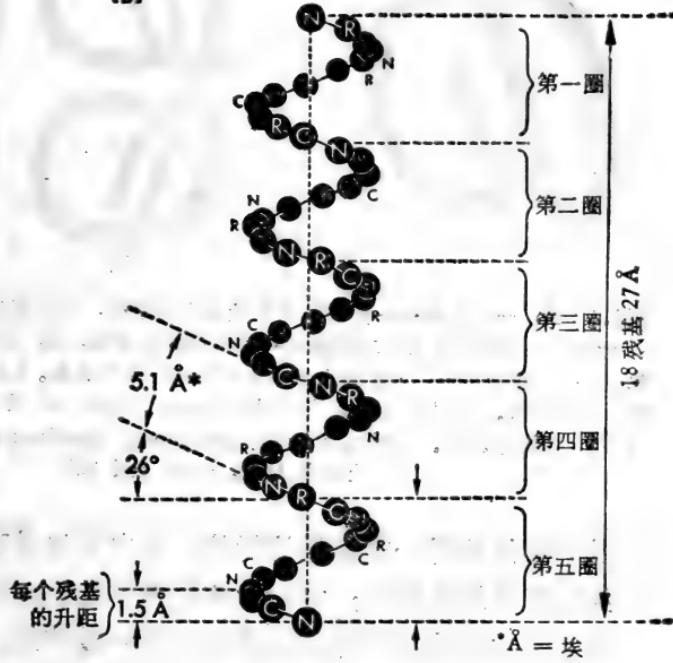
## 蛋白质的作用

蛋白质在生命系统中执行许多生命功能（表5.1）。当作为酶而起作用时，它们指导和调节生物体系统内进行的反应。作为激素，它们发挥着调节性信使分子的作用。激素并非都是蛋白质，它们由有机体中一类细胞所产生，而可以改变机体

[A]



[B]



C-端 (羧基端)

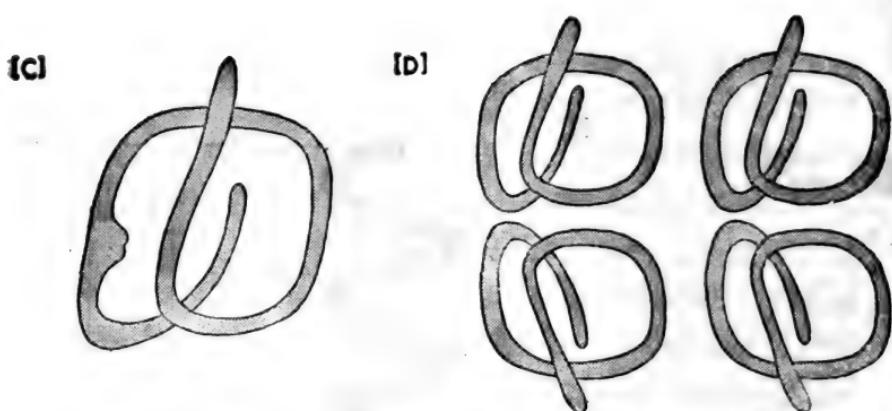


图5.4 A, 一级结构——氨基酸在多肽链中的序列。此处列出的序列是牛的ACTH（一种蛋白激素）。B, 二级结构——多肽链的螺旋。C, 三级结构——多肽链的构象。D, 四级结构——复链蛋白质中多肽链相互间的关系。[A, 李卓浩及其同事测定的。B, 引自C. G. Anfinsen: *The Molecular Basis of Evolution*, Wiley, New York, 1959, p.101. C和D引自Conn and Sumpf: *Outlines of Biochemistry*, New York, 1963, pp78 and 79]

其它部位的另一类细胞的行为。蛋白质也是毛发、膜以及结缔组织的结构成分；它们组成肌肉中的收缩纤维；它们可以作为抗体而成为机体防御感染的第一道防线。蛋白质之所以能够完成这样一些精确的多种多样的功能，主要取决于三个因素——大小、化学变异性、和结构精密性。它们的巨大分子使其能够建立起有助于执行特殊功能的微环境。氨基酸侧链的化学变异性，以及多肽链的折叠所造成的结构精密性，在蛋白

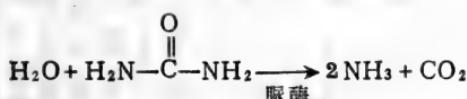
表5.1 蛋白质的生物学功能

功    能	示    例
催    化	酶类，诸如乳酸脱氢酶己糖激酶及琥珀酸脱氢酶
激    素	胰岛素
结    构	胶原（存在结缔组织中）
收    缩	肌球蛋白（肌肉的一种收缩蛋白）
免疫防御	感染后或适当接种后产生的抗细菌及病毒的抗体

质中产生了可使其在细胞机构中发挥特殊功用的化学构型。

## 酶的性质和专一性

酶的作用是很严格的。任何已知的酶只催化一种特殊类型的反应。因此，必定存在着许多不同类型的酶。确实，每种酶都是以专一性，即特异性为其特征的。专一性是指一种酶只具有催化有限范围的反应的能力。有些酶，例如脲酶，只能催化一种反应，就是说它表现为绝对专一性。



另一些酶，例如乳酸脱氢酶，不只催化一种反应，而是可以催化某些种类的反应。乳酸脱氢酶(LDH)催化乳酸和丙酮酸的相互转变效率最好，但也可以低效地催化一些其它在结构上与乳酸和丙酮酸类似的化合物的相互转变。像这样一种能够催化一类结构上相似的化合物反应的酶，称为具有结构专一性。在存在两种可能性的场合，一种特定的酶，便呈现出旋光专一性。就是说，一种特定的酶只与两种旋光异构体中的一种起反应，或只能产生其中的一种异构体。例如，心肌LDH的底物是L-乳酸。而L-乳酸的镜像物D-乳酸则完全不被心肌LDH作用。这就是说，这种酶显示了绝对旋光专一性。为了合理地解释酶专一性的起因，必须对酶与



酶催化其反应的底物之间发生的相互作用的本质加以考虑。

在任何涉及到酶的体系中，都有三个组成部分：底物，酶及产物。当酶与底物混合在一起，就会发生某种事件并生成产物。这种事件就是酶-底物复合物的形成。这一过程示于图5.5。酶与底物发生反应，产生一种酶-底物复合物，后者可以降解，而产生酶和未变化的底物分子，或是产生酶和反应产物。酶-底物复合物的存在是由Lenore Michaelis从酶促反应的数学分析中推导出来的。在少数顺利的场合中，这一推论的正确性已经通过对酶-底物复合物的实地观察而得到证实。因此十分明显，酶完成其催化功能要首先与其底物结合。这种酶与底物的结合就是酶特异性现象的起源。酶分子的一部分的形状正好可以合适地围住整个底物分子或底物分子的可反应部分。这情况很像锁和钥匙的契合或互补关系，只有一把特定类型的钥匙才能与一把特定类型的锁相配合。同样，只有一个特定类型的分子才正好适合一种给定酶的底物结合部位。所以，只有那些符合若干严格的结构要求的分子，才是一种给定的酶的合格的可能性底物。这样，2,000或3,000种不同的酶可以在同一环境中起作用而不会混淆它们的不同底物。正是由于酶的专一性，细胞才得以在它们的狭小的范围内，以有秩序的方式进行大量丰富多采的不同反应。

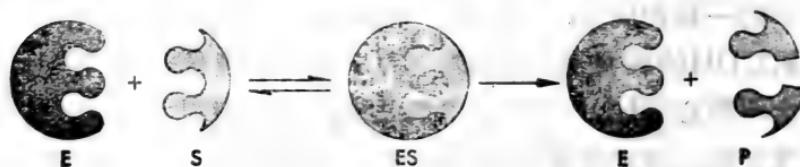


图5.5 酶与底物的相互作用

酶-底物复合物的概念，还有关于酶往往比其底物大得多的认识，说明了酶仅仅以其相当小的部分与底物接触。因

而,可以进一步合理地设想,在酶上只有那些与酶结合的底物极为邻近的化学基团才能在催化作用中起中心的作用。酶的直接与底物结合和直接对底物发生作用的较小的区域称为活性部位。催化作用就发生于活性部位。

### 影响酶活性的因素

酶促催化作用的效率受许多因素的影响。其中最重要的是酶的结构整合性、pH、温度、底物浓度及抑制剂的存在。由于酶是蛋白质,因此对蛋白质结构有害的因素,例如强酸或强碱、高温,甚或能消化蛋白质的其它酶(蛋白酶),都能破坏酶活性。在图5.6中可看到,在一个特定的pH范围内,酶的活性最高。这种酶活性对pH的曲线图形因酶的种类不同而异。再有,如图5.7所示,酶促反应的速度随温度

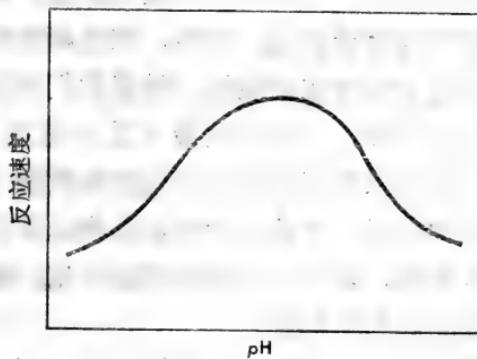


图5.6 pH对酶活性的影响

的升高而升高。但是,这只在颇为狭窄的温度范围内才如此。假如超过了在特定条件下反应的最适温度,则反应的速度反而下降;随着温度的进一步升高,反应速度可以降至零。这种速度上的降低是因为酶蛋白的二级和三级结构在高

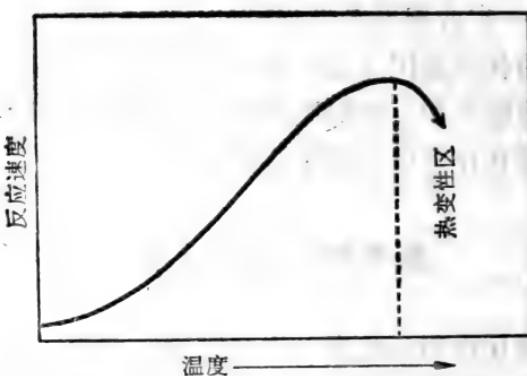


图5.7 温度对酶活性的影响

温下遭到了破坏。蛋白质结构受到的这种破坏作用称为变性，它可以导致生物活性的丧失。

根据酶与底物反应的事实可以估计到，底物的有效性会影响酶的活性。如图5.8所示，太低的底物浓度会造成低的反应速度。这是因为酶上的全部有效催化部位，在任何给定的瞬间都不会被底物分子占满。显然，在这种情况下，酶反应系统是发挥不出全部催化潜能的。随着我们增加底物的浓度，反应速度随之增加，直至达到最大反应速度( $V_{max}$ )为止。这时，底物的浓度高到足以将全部有效催化部位占满。一旦达到这种情况，再进一步增加底物的浓度对反应速度也不会有什么影响，除非有底物的抑制作用。有一些酶确实会被其高浓度的底物所抑制。

有些酶需要有某些金属或小的有机分子参加，才有活性。这些小分子量的有机化合物归属于辅酶或辅基。辅酶一般为松散结合的分子，在分离和提纯过程中，易于从酶的蛋白质部分（属于酶蛋白）上分割（或更恰当地说解离）下来。很多种维生素，例如硫胺素、烟酰胺及核黄素等，构成许多辅酶的结构基础。有些酶含有紧密结合的、以共价键连

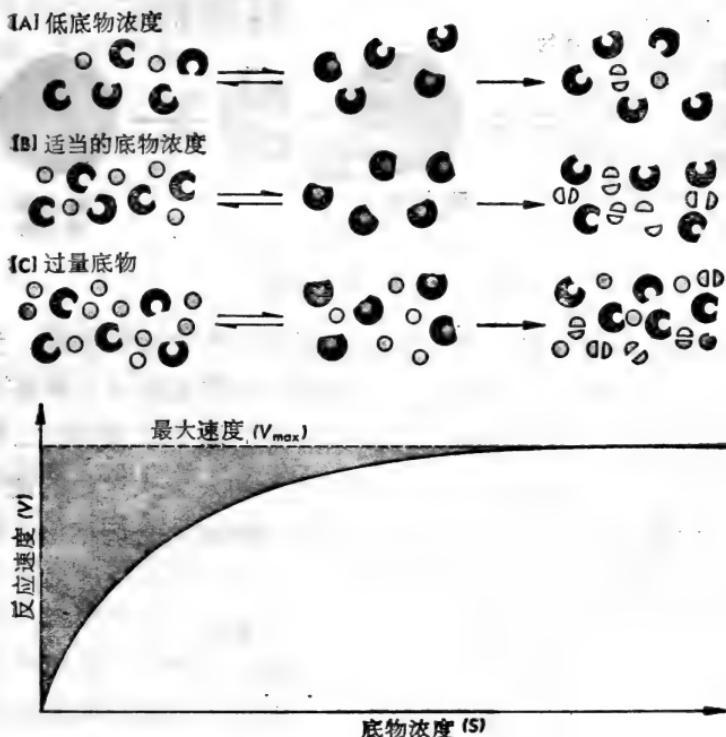


图5.8 底物浓度对酶活性的影响

接的辅基。过氧化氢酶，参与去除对细胞有毒性的过氧化氢( $H_2O_2$ )，因而是一种具有解毒作用的酶，它含有卟啉分子为其辅基。实验证据表明，酶的辅酶或辅基存在时，可形成活性部位的一部分，并在催化过程中起中心作用。然而，这些分子，当它们游离或未与其酶的蛋白质部分结合时，它们的催化活性便很低。

另一方面，也有一些物质能降低酶的活性。这些物质叫做抑制剂。有些物质之所以是抑制剂，是由于它们与酶的天然底物极为相似，因而能够与天然底物竞争酶的活性部位（图5.9）。这样的物质称为竞争性抑制剂。在一定限度内，

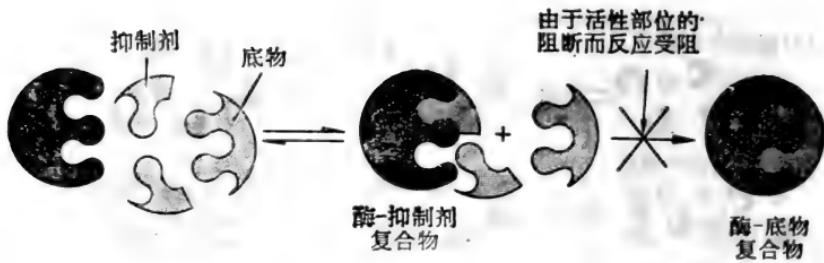
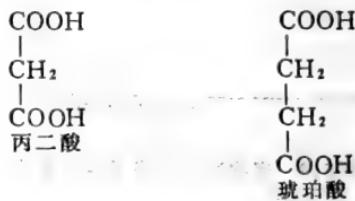


图5.9 竞争性抑制作用

竞争性抑制作用可以用加入大大过量的天然底物来克服。竞争性抑制作用的一个经典例子就是琥珀酸脱氢酶（一种在食物氧化中起关键作用的酶，以琥珀酸为其底物）受丙二酸（它与底物琥珀酸极为相似）的抑制。加入大大过量的琥珀酸，可以解除丙二酸的抑制作用。它们结构的密切相似，从下面所示的结构式中可以看出来。



另外一类抑制剂影响酶活性不是通过与底物竞争活性部位，而是通过影响酶的内在催化活性。这种抑制剂叫做非竞争性抑制剂。它们常常要改变酶蛋白的结构。原因往往是它们

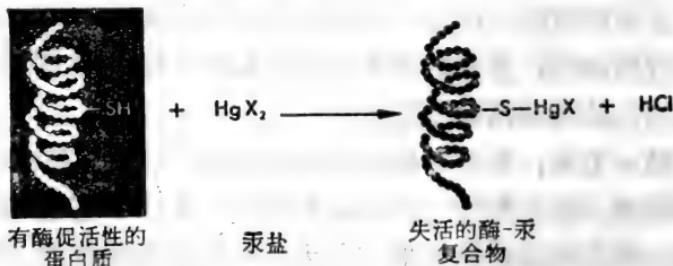


图5.10 通过改变结构而产生的非竞争性抑制作用

同蛋白质上那些酶活性所需的基团发生了反应。一些重金属，如铅和汞（它们对于人类的环境有很大的重要性）就是通过这种方式抑制酶的活性的。例如，像汞这样的重金属能够通过与酶的活性巯基（SH）发生反应而抑制酶（图5.10）。

## 酶活性的控制

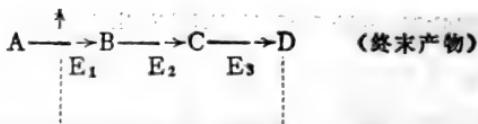
已经指出，任何生命系统都含有大量的酶。它们之中有许多是在活体产物的有秩序的合成中必须协同作用的一些酶。随着环境和机体需求的变化，某些关键酶的活性也必须被调节，以便使机体的代谢型式适应于新的环境。 $pH$ ，温度及底物的利用等方面的变化，以及激活剂和抑制剂之有无，都会影响细胞的酶的活性。细胞内反应速度平衡的保持以及适当的中间代谢物水平的保持，都要求对酶促活性进行不断的和精确的调整。细胞采取两种方式来调节那些对代谢控制至关紧要的酶促活性：

### 1. 酶水平的特异性调控；

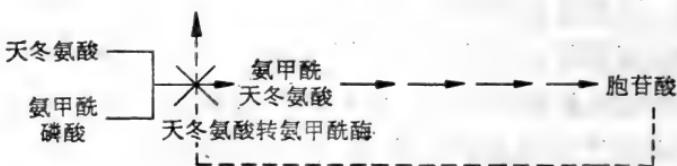
### 2. 翡翠助于终末产物的抑制作用对酶活性进行调控。

一种相当缓慢但非常必要的代谢活性的调控，是以细胞通过开动酶的合成作用而选择性地增加某些酶水平的能力为基础的。反之，选择性地中止某些酶的合成，则是逐渐降低一种特定的酶或一批酶的数量水平的途径。然而，机体还常常需要时时刻刻地对酶的活性进行调节。许多酶促途径是通过终末产物的抑制作用而做到这一点的。翡翠助于终末产物的抑制作用调控酶的活性，可以用下列设想的反应途径来说明，在这条反应途径中，中间代谢物只可经过由酶 $E_1$ 、 $E_2$ 和 $E_3$ 催化的一系列反应而转变成终末产物D。

细胞内只需要一定水平的D。当D的浓度变得太高时，则



此途径中的第一种酶便受到D本身的抑制，一旦D的浓度由于被利用而降低时，对前面反应的抑制作用便被解除，D的形成速度随即增加。这种重要的调控机制的例子，见之于自天冬氨酸和氨基甲酰磷酸合成胞嘧啶核苷酸（核酸RNA和DNA的重要基本单位）。如下面的图解所示，生成胞嘧啶核苷酸的反应序列中的第一个酶——天冬氨酸转氨甲酰酶（ATCase），受胞嘧啶核苷酸（胞苷酸）抑制。



显然，这样一种控制机理，使细胞中存在的胞苷酸水平得以调控胞苷酸的生成。当胞苷酸水平过高时，ATCase便被抑制，从而很少有胞苷酸的生成。一种分子的存在量已超过即时的需要量时，其生成量便受到削减，这是一种节约的措施，它使细胞能够把非如此即会继续用于胞苷酸生成的能量和材料，转到更为迫切需要的合成作用中。另一方面，当胞苷酸被消耗，以致其浓度下降到某种水平以下时，则ATCase活性的抑制作用即被解除，而使胞嘧啶核苷酸再度生成。这种终末产物抑制类型的调控（我们将于第九章中再讨论）已被证明调节着大多数氨基酸和含氮碱基的合成反应，以及许多其它多步骤的生物合成反应。终末产物抑制作用的分子基础深刻地说明了蛋白质结构的精密性。

正如先前已经指出的，生物化学家已认识到，酶有一个



图5.11 酶活性的变构性改变

关键的微区，叫做活性部位。除了执行催化作用的活性部位以外，有些酶还有另一调节部位，这个部位虽无酶促活性，但能改变该酶的活性。当这个称做变构部位的调节部位被某些小分子化合物——变构效应剂所占据时，酶的结构便发生改变，从而引起酶活性的变化（图5.11）。蛋白质功能受变构效应控制的例子很多，显示变构激活和变构抑制的一些体系已被阐明。

## 第六章 发酵与呼吸

因为生命系统所进行的大多数过程是需能的，所以所有形式的生命最终都必须从外界环境寻求能量。环境能的来源因生物体不同而异。狮子在某些不幸的羚羊的肉中取得它的能供应。狮子饱餐毕弃猎获物而去后，豺狼和秃鹫就会啃食其余者。最后，细菌及其它微生物可通过腐烂的尸体而获得其能量。羚羊食用新鲜的绿草而长肥，而绿草则利用阳光的能而生长。这个以及所有其它的食物链的最后的环节乃是绿色植物，绿色植物是依靠阳光而不是依靠其它生物体获得能的生物。下一章我们将讨论光合作用，即作为最终食物的植物将光能转变成代谢上可利用的能的过程。在本章中我们要讨论细胞从营养物中取得能的过程。

如我们将会看到的，所有参与能量转变的代谢过程都是复杂的，而且都涉及到许多酶和底物。这些过程中最简单的和了解得最清楚的是发酵作用，即有机体于无氧（氧不参与）条件下从有机物质取得能量的过程。所有的生物机体都能够进行某种形式的发酵活动。相对来说较少的微生物（称为严格厌氧微生物）可被氧气杀死，而只进行发酵活动。像人类这样的高等机体，其各种不同组织也在进行着不同水平的发酵活动。

### 乙 醇 发 酵

发酵作用的早期研究工作（虽然还没有认识得这样明确）

在几千年前就已经进行了。他们那时的目的是非常实际的——生产酒精饮料。乙醇（酒精）发酵，也即糖转变成乙醇的过程，已经知道几个世纪了，但是自其在史前时代被一些无名英雄发现之日起，到十九世纪及二十世纪初，发酵作用的本质和细节仍然是一个谜。

1860年左右，伟大的法国生物学家路易斯·巴斯德证明，乙醇发酵只有在合适的微生物酵母菌存在时才能发生。他发现，如果将这些微生物用灭菌方法除掉之后，就不会有发酵作用发生。巴斯德还进一步证明，这种灭了菌的系统，只有在引入发酵系统的酵母菌之后才能进行糖变乙醇的发酵过程。根据这些实验，巴斯德正确地得出结论：酵母对于乙醇发酵是必不可少的。然而，他在多次试图证明无细胞发酵作用而不成功之后，却错误地认为：发酵作用必然是一种独特地与生命状态相联系的“活力作用”。这种活力论的观点认为，除了活细胞之外的任何其它东西都不可能产生发酵作用。活力论否认细胞碎片或细胞提取物产生发酵作用的可能性。几十年以后，在1897年，Buchner兄弟发现，压榨酵母细胞所得的汁液能引起乙醇发酵。他们对无细胞发酵作用的证明，标志着现代生物化学的开端。他们证明了一种生物学过程能够从活细胞中移取出来，放到试管里加以研究。

在Buchner兄弟报告了他们的发现以后，人们对于酵母汁进行了深入的研究。几年之后，这些研究工作就揭示出那些对弄清酵母汁必不可少的过程的两个重要方面。

1. 葡萄糖发酵生成乙醇包括磷酸化中间物的形成。
2. 酵母汁的活性既来自对热敏感的大分子，也来自耐热的小分子。

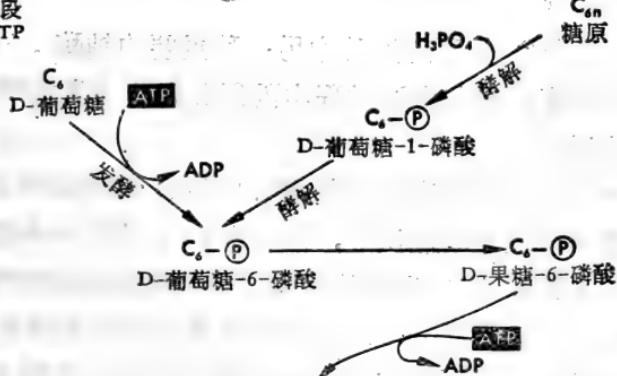
磷酸化中间物的形成，通过在发酵系统中加入葡萄糖的短时间内便可从这种系统分离出三种不同的磷酸糖，而得到

证明。这些磷酸糖是磷酸葡萄糖、磷酸果糖和二磷酸果糖。中间物的证实表明葡萄糖转变成乙醇的过程包含着一系列的反应。

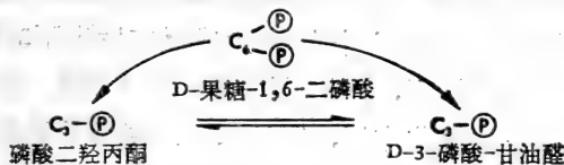
通过透析法的研究，证明了大的对热敏感分子和小的耐热分子都是必需的。这种透析研究是把酵母汁放在一个差示通透膜制成的袋子里进行的。差示通透膜具有大量的微孔，微孔之大小足以容许小分子通过，而对于像蛋白质这样的大分子则因孔太小而不能通过。酵母汁置于透析袋内，没入大量的水中浸泡数小时。在这段时间当中，由于小分子在袋内的浓度相对较高于水中的浓度，于是就透出透析袋而进入周围的水中。大分子则仍然留在透析袋内。经过透析以后，不论是透析袋内的酵母汁组分，还是透析液（半透膜袋子周围的水），都没有发酵活性。当把已经透析过的酵母汁与透析液混合后，发酵活性便恢复。将透析袋的内容物加热至 $60^{\circ}$ 或 $70^{\circ}\text{C}$ 几分钟后，活性便永久地破坏了。然而，透析液里小分子的重建发酵作用的能力，却不受加热的影响。这种关于对热不稳定的大分子和耐热的小分子协同参加作用的证明，不但加深了对发酵作用的认识，而且扩大了对于影响酶活性的因素的了解，同时给辅酶概念（我们在第五章已讨论过）奠定了基础。

若干年之后，构成发酵作用的反应序列已被阐明。留在透析袋内的各种酶已经被分离出来，对它们的催化活性也都进行了研究。透析液中的必需的小分子已经鉴定，它们与发酵作用的关系也已搞清。这些小分子中的两种是以维生素为其结构基础的辅酶。其中之一是NAD（烟酰胺腺嘌呤二核苷酸），含烟酰胺作为其结构成分。NAD（其结构见后面的图6.4）在乙醇发酵的反应序列中起关键作用。它经常在很多种生物氧化还原体系中作为氢的受体或供体而出现。硫胺素

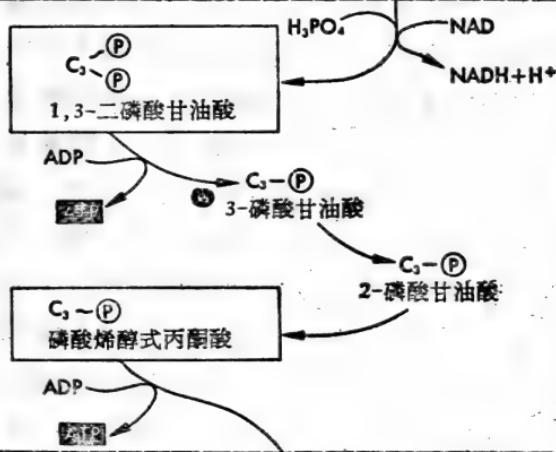
第1阶段  
消耗 ATP



第2阶段  
裂解



第3阶段  
产生 ATP



第4阶段  
NAD再生

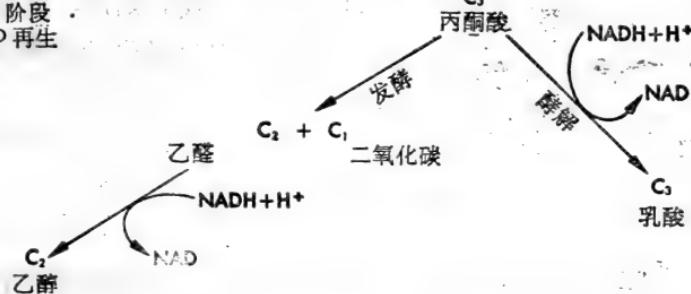


图6.1 乙醇发酵和糖酵解的梗概

焦磷酸 (TPP) 是乙醇发酵中另一种重要的辅酶。这种辅酶含有硫胺素，参与发酵过程中丙酮酸脱羧 (失去 $\text{CO}_2$ ) 形成乙醛的反应。

乙醇发酵的反应序列 (如图6.1所示) 包括四个明显的阶段。第一阶段是吸能反应，需要ATP。在这一阶段用去两个分子ATP，以产生供给发酵的后面阶段的酶所需要的磷酸糖。第二阶段是一个二磷酸六碳糖裂解成为两个能相互转变的三碳化合物。第三阶段是发酵过程中产能和产生ATP的时期。最先的一个ATP生成反应发生于3-磷酸甘油醛的氧化，在此期间，NAD被还原成NADH。这个伴随着摄取无机磷酸的氧化作用，产生1,3-二磷酸甘油酸。1,3-二磷酸甘油酸的磷酸与第1位碳之间的酸酐键是一个高能键。如发酵图式中所示，酶催化的转磷酸作用产生ATP。而且，由于每个二磷酸己糖可裂解产生两个磷酸甘油醛 (一个是直接产生的，另一个来自相互转化)，因此从发酵的这一步骤，每个己糖可释放出两个ATP。此后，烯醇化酶使2-磷酸甘油酸脱水 (自分子中去掉 $\text{H}_2\text{O}$ ) 而产生磷酸烯醇式丙酮酸。这个化合物 (恰当地简写为PEP) 也具有一个高能磷酸键，后者经酶促转磷酸作用而产生ATP和丙酮酸。在第四阶段也就是最后阶段，由丙酮酸脱羧而产生的乙醛，被还原成乙醇。这一步很重要，因为它可以使3-磷酸甘油醛氧化期间产生的NADH重新变成NAD。我们知道，酒精虽然被某些人视为珍宝，但对酵母来说，仅仅是作为处理掉过剩电子的一种手段而产生的废物而已。

### 糖 原 酶 解

几十年以来直到现在，肌肉收缩的生理学和生物化学一

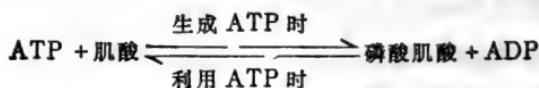
直是最富有挑战性的生物学问题之一。对肌肉的极重要的了解，乃是对肌肉收缩供应能量的化学过程的描述。因此，无怪乎与乙醇发酵研究的同时，有关肌肉生物化学的工作也一直在持续不断地进行。这两个过程的显著的相似性和重要的差别是清楚的。如图6.1所示，其差别是在过程的开始和末尾；其相似性是在中间步骤。

在肌肉中，能量的产生开始于糖原的降解。糖原是一种复杂的、高分子量的( $>10^6$ 道尔顿)、有分枝的葡萄糖单位的多聚体。像植物中的淀粉一样，它是动物中糖能贮存的基质。糖原的降解是通过糖原的一个末端葡萄糖单位的磷酸解作用而完成的。正像水解作用是加进水去而打开化学键一样，磷酸解作用是加进磷酸而打开化学键。糖原的磷酸解式的分解是由磷酸化酶催化的。此反应(如图6.1所示)导致一个磷酸酯，即葡萄糖-1-磷酸的形成。下一步反应是通过磷酸葡萄糖变位酶催化的结构重排而产生葡萄糖-6-磷酸(G-6-P)。可以回忆起来，这正是刚刚复习过的乙醇发酵反应序列中的第一个中间化合物。糖原酵解反应在G-6-P生成以后直至丙酮酸形成的全部途径都与乙醇发酵的反应相同。此后，反应途径则分道扬镳。在生醇发酵中，丙酮酸被脱羧成乙醛，然后乙醛被还原成乙醇，以使NADH重新氧化成NAD。糖原酵解的最后一步反应则是通过将丙酮酸还原成乳酸，而使NADH重新氧化成NAD的。

关于糖原酵解中ATP的产量，同乙醇发酵一样，每一个己糖单位代谢后产生四个ATP分子。然而净产量是不同的。在乙醇发酵中，有二个ATP被用来“投资”于起始的磷酸化反应，每个己糖净产生二个ATP。在糖原酵解中，因为我们是从已被活化的起始物质糖原开始的，故只需一个ATP用于开始的磷酸化作用。这样得自糖原酵解的、可供给

肌肉收缩之用的ATP净产量则是每消耗一个己糖单位即得三个ATP。

直到最近还很难证明在肌肉收缩过程中消耗了ATP，这是因为ATP并不是肌肉中存在的唯一高能磷酸化合物。还有另一个高能磷酸化合物——磷酸肌酸。这种化合物代表一种支持肌肉收缩的现成的高能磷酸化合物贮备。在静息期间，磷酸肌酸库通过肌酸与ATP反应而增加。当ATP因供给肌肉收缩活动所需的能量而降解时，磷酸肌酸可与ADP反应以使ATP重新生成。这有助于保持ATP水平的恒定。关于磷酸肌酸与ATP在肌酸激酶催化下的这些相互转变，简列如下：



### 呼吸与氧化磷酸化

强烈收缩着的肌肉有两个生物化学事件为其特征：糖原降解和乳酸产生。在经过一段时间激烈收缩之后，若肌肉细胞中有氧供应，则在收缩中形成的乳酸便可消失。它们重新被氧化成丙酮酸。然而，丙酮酸并非无限地积累。它通过一系列需氧的反应而被代谢掉；最终，丙酮酸被完全氧化成 $\text{CO}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ 。在需氧生活的细胞中，营养物的这种依赖氧气的氧化作用称为呼吸作用，它对细胞经济学极为重要。试比较一分子葡萄糖转变成乙醇或乳酸所得的有效能量，与它完全氧化成 $\text{CO}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ 时的可利用能量<sup>1)</sup>：

1) 应回忆起，当 $\Delta F^\circ$  符号为负时，表示自系统释放的能量。

反      应	$\Delta F^\circ$
1 葡萄糖 $\longrightarrow$ 2 乳酸	- 47 千卡
1 葡萄糖 $\longrightarrow$ 2 乙醇 + 2CO <sub>2</sub>	- 56 千卡
1 葡萄糖 $\xrightarrow{O_2}$ 6CO <sub>2</sub> + 6H <sub>2</sub> O	- 690 千卡

显然，就消耗的葡萄糖数量来说，从它们完全氧化中所能得到的能量，使得乙醇发酵或糖酵解产生的能量相形见绌。许多不同种类的植物和动物细胞，能够将丙酮酸氧化成CO<sub>2</sub>和H<sub>2</sub>O。总的说来，这一氧化作用是由以丙酮酸脱羧作用为起点的一系列反应来完成的。如图6.2所示，丙酮酸脱羧产生CO<sub>2</sub>和一种活性形式的二碳化合物单位，即乙酰辅酶A，或简写为乙酰CoA。这种化合物是细胞代谢的关键性中间产物之一。它在氧化代谢和脂肪代谢中处于极其重要的地位。它在氧化代谢中的功用是给Krebs循环（为纪念其发现者Hans Krebs而称）提供二碳单位。

Krebs循环有时称为三羧酸循环或柠檬酸循环，可使二碳化合物的乙酰部分彻底氧化成CO<sub>2</sub>和H<sub>2</sub>O。由Krebs循环的氧化作用产生的电子，以还原型辅酶，例如NADH和FADH<sub>2</sub>（核黄素的一种衍生物）的形式出现。这些还原型辅酶最终将其电子与分子氧结合生成H<sub>2</sub>O而被重新氧化。这种结合作用是藉NADH和FADH<sub>2</sub>与电子传递链发生反应而完成的。在反应中，这些辅酶通过将其电子交给电子传递链而被重新氧化。一旦进入电子传递链，电子就通过一系列的氧化还原反应进行传递，直至与氧最终反应生成H<sub>2</sub>O。应当指出，NADH的氧化会导致大量自由能的释放：



$$\Delta F^\circ = - 53 \text{ 千卡}$$

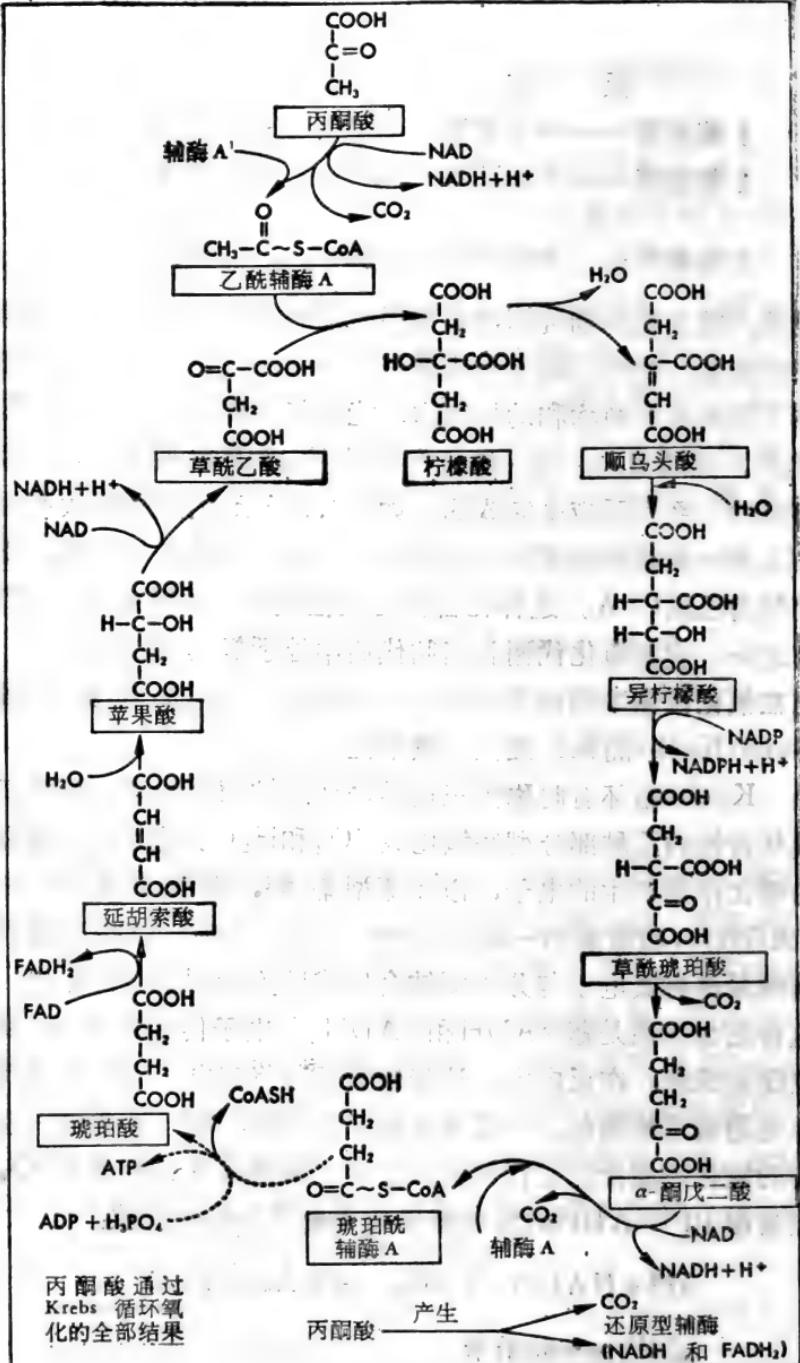


图 6.2 Krebs 循环

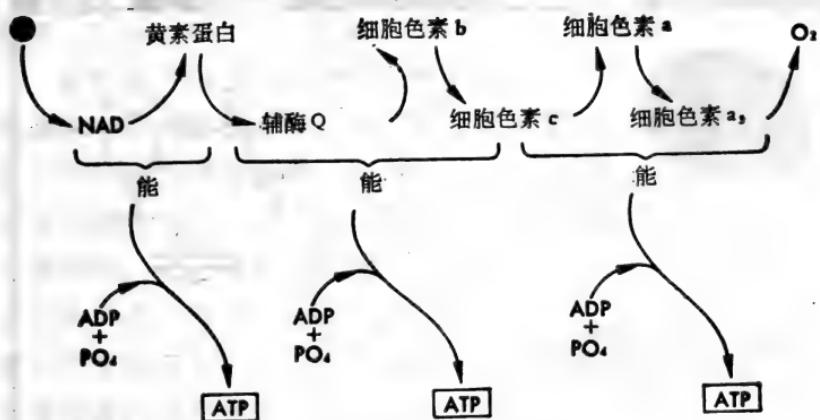


图6.3 电子传递图解和偶联的磷酸化作用

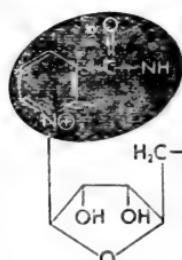
由这些还原型辅酶的氧化作用释放的能量，大约50%转变成可利用的ATP的酸酐键能。这是通过一种我们还不清楚的机理由酶的催化而完成的。

从图6.3所示电子传递系统的图解中可以看出，此系统至少包含四种分子，所有这些分子（示于图6.4）都能进行氧化还原反应。其中有些，如NAD、黄素蛋白和醌类，在每一次完整的氧化还原循环中可传递两个电子；另外的一些，如含铁的细胞色素，则在每一次循环中只传递一个电子。电子传递系统的末端传递体，即细胞色素a-细胞色素a<sub>3</sub>复合体（常常称为细胞色素氧化酶），可将电子交给氧。这个复合体的细胞色素同所有细胞色素一样，也是含有一个铁原子封闭在它的卟啉环的中心。不过，在这个末端电子传递复合体与氧发生的反应中，还需要另一种金属铜参加。我们可以顺便指出，在细胞水平上，氰化物和一氧化碳毒害作用的生物化学基础，在于这些毒物对电子传递链的末端传递体的影响。氰化物与细胞色素a的铁发生反应，使它不能进行氧化还原，从而阻断了呼吸。同样地，一氧化碳也与细胞

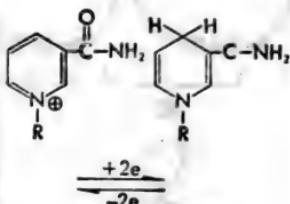
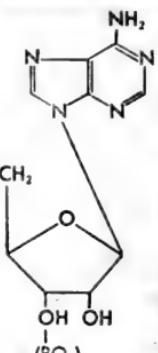
## 分子类型

## 氧化型

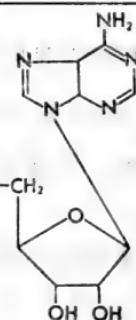
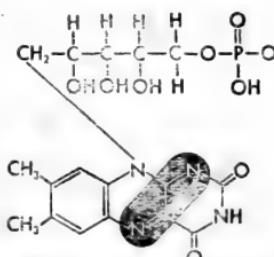
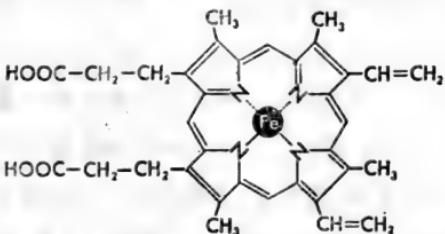
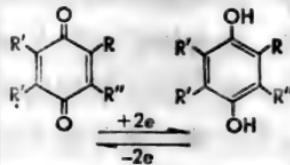
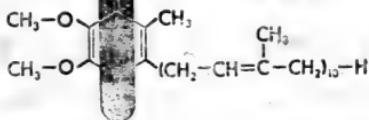
## 还原型



烟酰胺腺嘌呤二核苷酸  
(NAD)<sup>-</sup> [带(PO<sub>4</sub>)<sup>2-</sup>的为烟酰胺  
腺嘌呤二核苷酸磷酸 NADP]<sup>-</sup>



黄素腺嘌呤二核苷酸(FAD)  
(只有与其蛋白质结合时才有功能)

辅酶 Q<sub>10</sub>

细胞色素 c 的卟啉  
(只有与细胞色素 c 结合时才有功能)

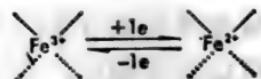


图6.4 电子传递分子及其氧化还原反应

色素 $a_3$ 发生反应，从而使它不能进行氧化还原反应。

虽然电子传递链的化学和传递体是复杂的，但它在细胞经济学中的作用是清楚的。它可以将主要在Krebs循环活动中形成的还原型辅助因子重新氧化。通过将电子经一系列传递体的顺次传递，从还原型辅助因子重新氧化所产生的相当大量的能，便小批量地释放出来。如图6.3所示，在电子传递链的序列中有三个位点，在该处，电子传递中所释放出的能量可用来生成ATP。这种与ADP变成ATP的磷酸化作用相联系的电子传递称为氧化磷酸化作用。因为最多有三个磷酸化部位分布在电子传递链上，所以这些磷酸化部位的定位对于特定底物的ATP生成量极为的重要。这就是说，在NAD水平上电子进入电子传递链时，每传递一对电子可有三个ATP的最大产量。相似地，若电子在黄素蛋白( $FMNH_2$ 或 $FADH_2$ )水平上进入电子传递链，则每传递一对电子最多产生二个ATP。这些考虑曾引导从事氧化磷酸化领域的研究者们去测量以P/O比值来表示的氧化磷酸化系统的效率。P/O比值的定义是：ATP产生的数目除以消耗的氧原子的数目。由于合成一分子ATP需要7—10千卡的能量，那么线粒体NADH氧化作用得到3的P/O比值，就意味着从NADH氧化可得到的53千卡能量中大约有一半转变成了化学能。其余的则以热的形式散失了，因而对细胞执行代谢功能是没有价值的。

对于在有氧和无氧利用葡萄糖的过程中产生的ATP进行比较性的考查，就会知道呼吸作用拥有很大的产能优势。让我们以高等机体，例如我们自己本身的细胞来做比较。在真核细胞生物体（其糖原酵解在细胞质中进行，而氧化磷酸化在线粒体内发生）中，每一个葡萄糖分子降解为2分子丙酮酸时，形成6个分子的ATP。这6个分子ATP的产生情况

如下：糖原酵解过程每投入 1 分子葡萄糖即产生 2 分子 NADH 和 2 分子 ATP。另外 4 个 ATP 来源于电子自 NADH 传递到氧而发生的氧化磷酸化作用。在细胞质内定位的、由糖原酵解产生的 NADH 在氧化时只产生 2 个 ATP，而不是像先前说的那样产生 3 个。这是因为线粒体外的 NADH 不能透过线粒体膜，而必须利用一种运载系统使其电子透过线粒体膜。此运载系统将电子在黄素蛋白水平送入电子传递链，而黄素蛋白位于电子传递链的 3 个 ATP 生成部位中的第一个之后。因此线粒体外的 NADH 氧化作用，每氧化 1 个 NADH 只产生 2 个 ATP。

在线粒体内，酵解产生的丙酮酸，每当完全氧化 1 个分子时，可如下地产生 15 个分子 ATP。每分子丙酮酸降解成乙酰 CoA 可产生 1 分子 NADH。每一个线粒体内的 NADH 氧化可产生 3 个 ATP。在乙酰 CoA 通过 Krebs 循环氧化的过程中可产生 12 个 ATP，即在  $\alpha$ -酮戊二酸转变成琥珀酸时产生 1 个 ATP，而 11 个 ATP 来自氧化磷酸化作用，伴随着循环反应所产生的 3 个 NADH 和 1 个 FADH<sub>2</sub> 的氧化。在真核细胞中，1 分子葡萄糖彻底氧化成 CO<sub>2</sub> 和 H<sub>2</sub>O 的净结果，能够产生 36 个 ATP 分子。我们知道葡萄糖完全氧化产生 690 千卡自由能，假定每个 ATP 价值 7.3 千卡，我们可以对有氧呼吸捕获葡萄糖有效自由能的效率与无氧酵解的效率进行定量比较。

$$\text{呼吸作用的效率} (\%) = \frac{(36)(7.3)}{690} \times 100 = 38\%$$

$$\text{无氧糖酵解的效率} (\%) = \frac{(2)(7.3)}{690} \times 100 = 2.1\%$$

微生物学提供了一个说明产生能量的无氧和有氧过程之间的差别的实际例子。许多年以前，巴斯德在进行酵母实验

时发现了一个现象，这个现象在大约四分之三世纪以来受到相当多的实验室的重视。酵母在有氧或无氧条件下都能利用葡萄糖作为能量来源而生长。在无氧条件下生长时培养基所需的葡萄糖量比在有氧条件下同样生长所需的葡萄糖量高达数倍。这个现象已被命名为巴斯德效应。用现代术语来说，这就意味着，从ATP生成的角度来看，在有氧时对葡萄糖的利用效率比在无氧条件下要高得多。因此，当有氧气存在时，生物体仅仅利用在无氧条件下所需葡萄糖的一部分就可满足其能量需要了。尽管巴斯德未能在这些意义上对待他的观察，但他却认识到了它们的重要性，并且令人敬佩地报道了这个现象。

## 分 室 化

单个的细胞可含有数百种不同的酶，这些酶都需要不同的底物，并且催化不同的反应。然而，这些酶却不是乱糟糟地分散在整个细胞中的。一般地讲，任何一种给定类型的酶都是只存在于细胞的一个特定的和有限的部分中。某些酶，例如有关脂肪合成和降解的那些酶在细胞质中可以找到，而参与RNA和DNA合成的酶则定位在细胞核内。

酶促活性的分室化现象，可通过将细胞分割成为各种成分而容易地得到证明。例如，若将一批肝细胞打开，并将打破的细胞进行高速离心，这就能够将此混合物分成颗粒部分和可溶性部分（图6.5）。颗粒部分在高速离心下沉淀在管底，是由亚细胞成分，如细胞核、线粒体、核糖核蛋白体和细胞膜组成的。另一方面，一些分子，有的较大（例如蛋白质和某种核酸），有的较小（葡萄糖、盐、氨基酸以及类似的物质），是不被沉淀的。细胞的这种非沉淀部分叫做可溶

性部分。可溶性部分包括全部不结合在前述颗粒之内或之上的各种不同的酶类。在可溶性部分发现的酶分类为“可溶

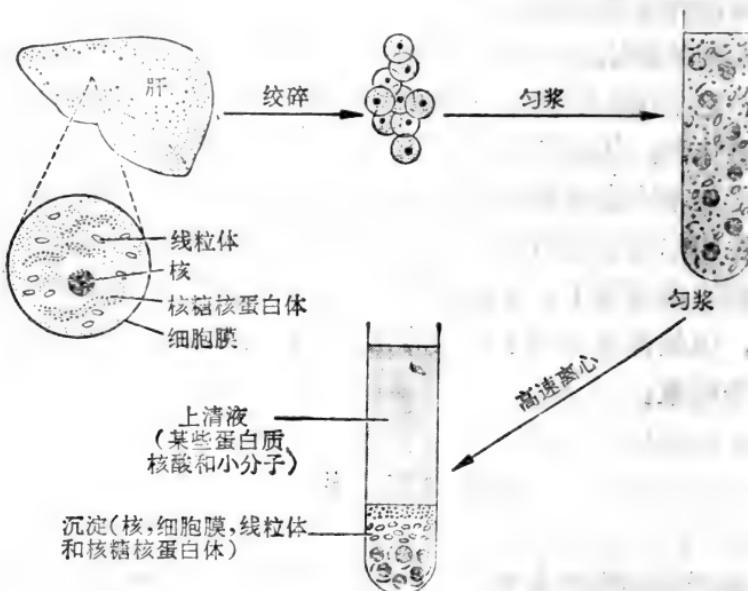


图6.5 用离心分离法把细胞的可溶性级分和颗粒状级分分开

性”酶，只是一种操作上的称呼。有一些科学工作者不无理由地认为，即使是“可溶性”酶，在活细胞中也是以一种确定的组织型式密切结合起来的。他们设想（很可能是正确的），由于细胞粉碎的方法不够温和，以致未能保存住这种组织结构。

当我们考查酶促活性在细胞的各种颗粒中的分布时，常常可以注意到在功能和酶的组成方式之间有明显的关系。例如DNA和RNA都是在细胞核内合成的，RNA聚合酶和DNA聚合酶这些分别为RNA和DNA合成所需的酶也是这样。这些酶在细胞内的分室化布局是符合于其功能部位的。参与有氧和无氧产能作用的酶类也能说明酶催化活性的分室

化布局的原则。糖原酵解和乙醇发酵的酶类可在发生这些过程的细胞的细胞质中找到。这些酶是可溶的，而且能够从细胞汁液中分离出来。与丙酮酸氧化、Krebs循环、电子传递和氧化磷酸化有关的酶则定位于细胞的线粒体内。

线粒体是细胞的细胞器，一般很小，刚刚能够在光学显微镜下看得见。这些拖鞋状的细胞器的结构曾在相当高分辨率的电子显微镜下进行过很好的研究。图 6.6A 是线粒体的电子显微镜照片。这些细胞器可进行各种各样的活动。它们可以呼吸、消耗脂肪，进行Krebs循环，还可制造一些蛋白质。确实，线粒体的功能虽然是分室化的，但也够复杂的了。如果线粒体被高频声波破坏，我们可以发现它们有可溶性酶活性以及颗粒结合的酶活性。电子传递链和催化偶联磷酸化作用的酶是和颗粒结合的。Krebs循环的一些酶和那些催化脂肪酸氧化的酶是可溶性的。如图 6.6B 所示，嵴是包含电子传递系统和催化氧化磷酸化的酶的结构。嵴与嵴之间的区域，即基质，含有前面提到的可溶性线粒体酶。

### 作为能源的其它分子

迄今我们对能量产生的讨论都集中在单糖的代谢，然而我们大多数人都知道，生物体可从许多不同的物质获取能量。这些物质表现为复杂的碳水化合物、脂肪和蛋白质。在下面几节中将讨论大分子的代谢作用。脂肪、碳水化合物和蛋白质的能量代谢是以它们被酶促水解分解成其较简单的成分作为开始的。碳水化合物被水解成为单糖。糖原被磷酸化酶分解成葡萄糖-1-磷酸，如前所示，它可以进入糖原酵解途径。淀粉酶把淀粉水解成为葡萄糖。转化酶可将蔗糖（食糖）分解成为葡萄糖和果糖。葡萄糖和果糖被相应的激

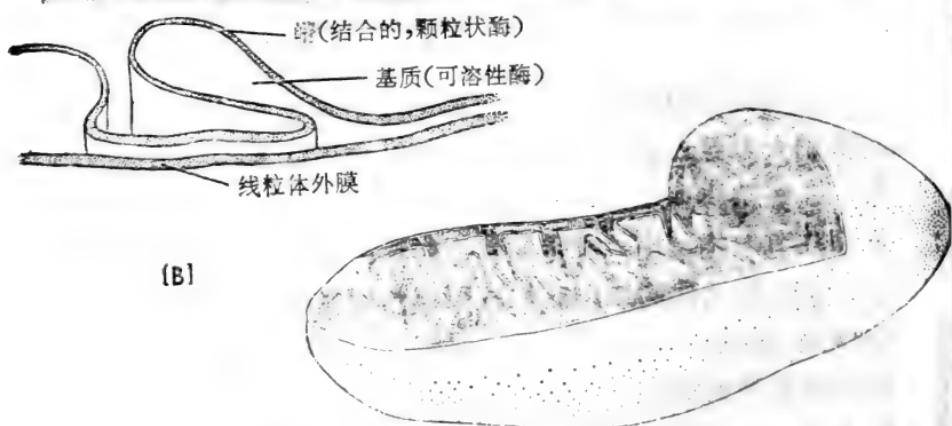
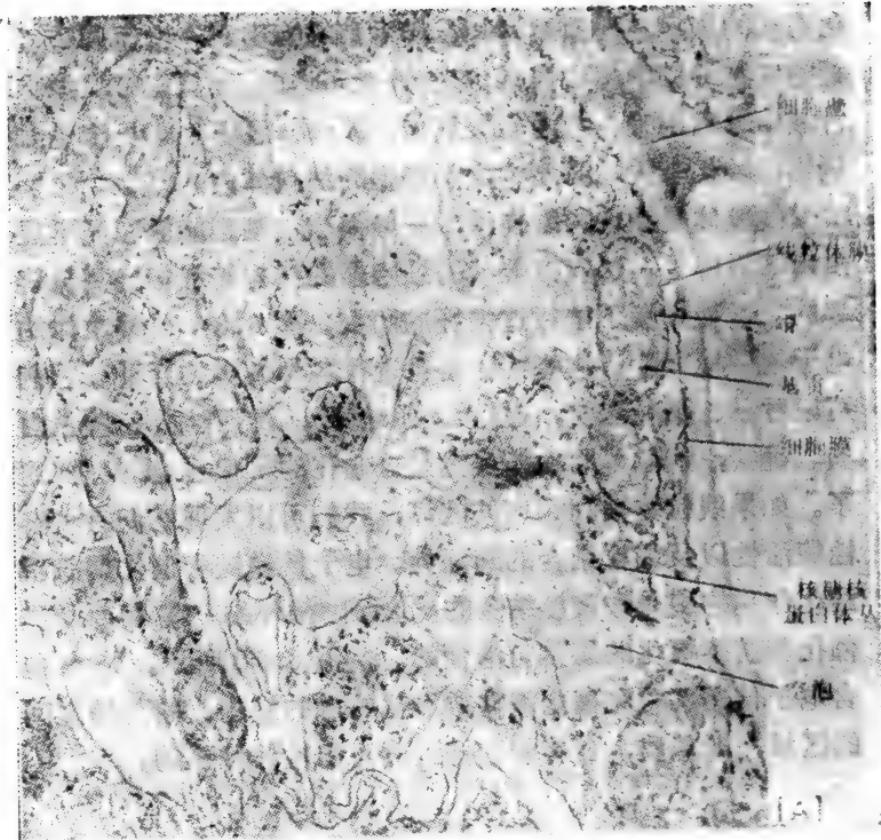
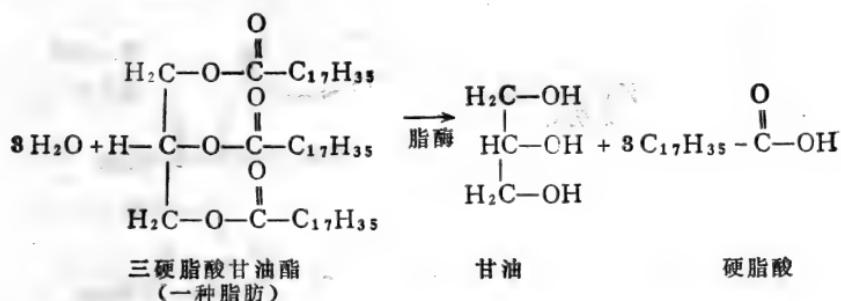


图6.6 A. 豌豆根切片的电子显微镜照片 ( $30,000\times$ )，显示若干线粒体 (Benjamin Bouck博士赠)。B. 线粒体三维结构示意图

酶催化而磷酸化之后，就可以通过我们在前面所述的途径进行代谢。

简单的脂肪首先被脂酶水解成为其组分——脂肪酸和甘油。



甘油经磷酸化和氧化作用转变成为磷酸二羟丙酮之后，可以进入糖原酵解途径。脂肪酸的利用涉及一组脂肪酸氧化酶（存在于线粒体）。这个酶系，从一个需要 ATP 的反应开始，将脂肪酸每次降解掉一个二碳单位。脂肪酸氧化产生乙酰辅酶 A，后者通过Krebs循环被氧化，而产生还原型辅助因子。这些还原型辅助因子通过电子传递链氧化而从氧化磷酸化作用中产生ATP。同时，如图6.7所示，在脂肪酸降解成二碳的乙酰基单位的过程中，也产生还原型辅助因子。它们也通过电子传递系统而被氧化，并伴有ATP的生成。有了这些认识，就很容易理解为什么脂肪是细胞可利用的最经济的能量来源。

蛋白质也能被细胞用来作为能量来源。在蛋白水解酶（蛋白酶）作用下，蛋白质水解成为它的组成成分——氨基酸。这些氨基酸的大部分碳链均可进入Krebs循环。这些碳链可以表现为乙酰CoA或酮酸的形式。有些氨基酸所取的代谢途径对于我们现在的论题太间接，也太迂回了。然而，许多氨基酸能够通过包含转氨作用（即氨基从一种化合物转移

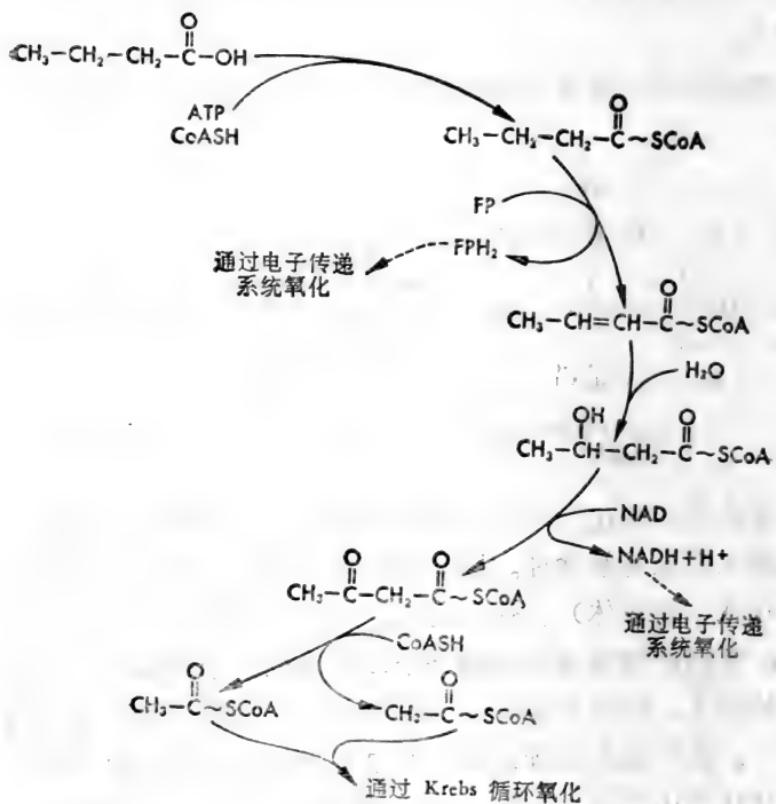


图6.7 脂肪酸氧化作用简况

到另一种化合物的作用)的途径进入Krebs循环。转氨反应有氨基酸、酮酸、酶以及一种维生素，即维生素B<sub>6</sub>参加。维生素B<sub>6</sub>(磷酸吡哆醛，或稍有改变)作为转氨酶的一种辅酶而起作用，转氨酶催化下面的反应(见下页上部)。这种转氨反应说明了用来导致某些氨基酸的碳链进入Krebs循环的一种途径。

我们不应当不考虑葡萄糖代谢的另外一个重要途径，就来结束关于其它能量来源的讨论。这个途径称为磷酸戊糖氧化途径。其重要性在于它给细胞生物合成反应提供了中间代

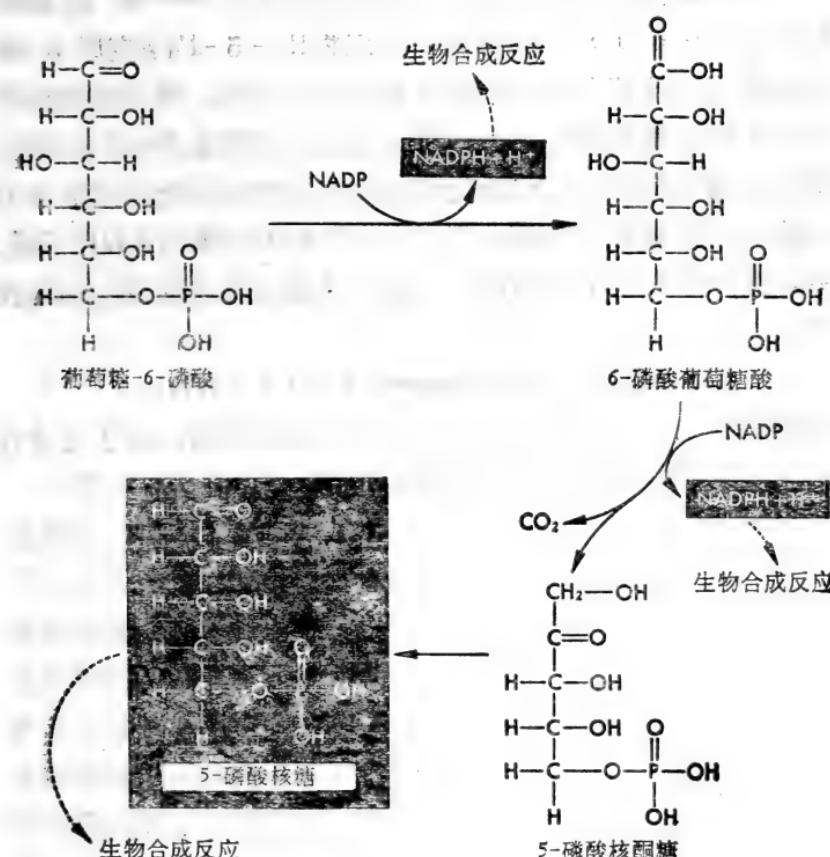
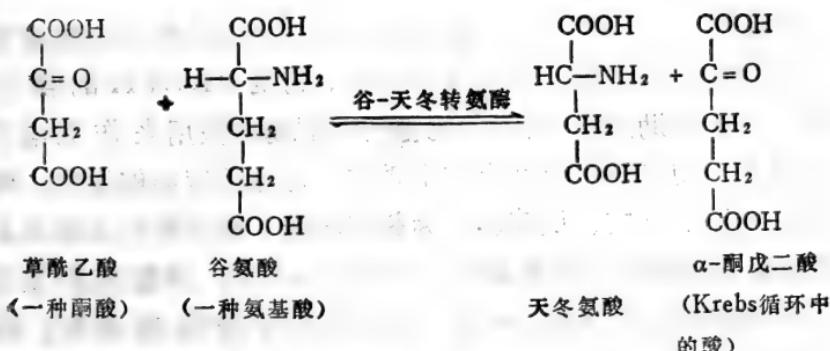


图6.8 磷酸戊糖途径的开始步骤

谢物来源。它是RNA的核糖来源，以及DNA的经过还原修饰的脱氧核糖的来源。在很多细胞中，它是NADPH的供应者。这种辅助因子（NAD的密切类似物）被用来作为电子的来源，使得许多生物合成上重要的还原反应能够发生。例如，脂肪的合成、核糖转变为脱氧核糖、氨基酸的还原氨基化等，全都依赖于NADPH。如图6.8所示，磷酸戊糖途径从6-磷酸葡萄糖的氧化开始；这是糖的磷酸酯被氧化，而NADP还原成NADPH的反应。在下一步骤又产生NADPH，并放出CO<sub>2</sub>而得到戊糖的磷酸酯——5-磷酸核酮糖（Ru-5-P）。酶可以有效地将Ru-5-P转变成5-磷酸核糖这种核苷酸合成中重要的中间化合物。磷酸戊糖循环的其余转变是很复杂的，这里我们没有必要去考虑它。必须指出，这个途径的主要功能是提供必需的生物合成用的中间物质，而不是提供能量。其产生的NADPH和NADH不同，不能直接进入电子传递链。它必须首先与NAD发生转氢反应：



如我们将在下一章看到的，磷酸戊糖循环的酶，对于光合作用过程中CO<sub>2</sub>的固定有着重要的作用。

## 第七章 光合作用

本章像前一章一样，讨论关于环境的能量转变成为生物学上有用能量形式的问题。回忆一下，发酵和呼吸作用的直接能量来源是环境中已经存在的有机分子。这些多种多样的有机分子及其聚合物叫做食物。前面曾指出，所有食物都可以追溯到植物，因为只有植物才有能力把无机物质合成为有机化合物。植物利用光能从 $\text{CO}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ 生成有机化合物的过程称为光合作用。光合作用进行的规模是惊人的。据估计，每年植物光合作用能够制造出五千亿吨以上的有机物质。在本章中我们将概述关于这种最大规模的和最根本性的生命能量转换过程的知识。

### 光合作用过程

绿色植物光合作用的总结果是氧化作用和还原作用。水被氧化， $\text{CO}_2$ 被还原。水的氧化释放出氧并产生出电子。 $\text{CO}_2$ 利用水氧化产生的电子而被还原形成有机化合物，主要是碳水化合物。进行光合作用的能力并不是无规律地分布在植物细胞的全体。象呼吸作用一样，光合作用也有其自己特定的细胞小室区域。这种小室包含捕获和利用光能所需的全部组分。在有光合作用的细菌和蓝藻中，光合作用发生于叫做载色体的细胞器内。在高等植物，一种更加精巧的细胞器——叶绿体——是光合作用的场所。单个细胞含有的叶绿体可以从一个（如在某些绿藻中）到一百个以上（在高等绿

色植物细胞中）。如图7.1电子显微镜照像中所示，叶绿体是高度组织化的结构。这种高度组织化的突出表现就是横跨叶绿体的片层网状结构。这些片层，特别是叫做基粒的盘状增厚物中，含有叶绿体的全部叶绿素。不含叶绿素的基质（stroma）含有为CO<sub>2</sub>固定和叶绿体能进行的其它酶促过程所需的酶类。

光合作用过程可分为光反应和暗反应。光反应包括光能

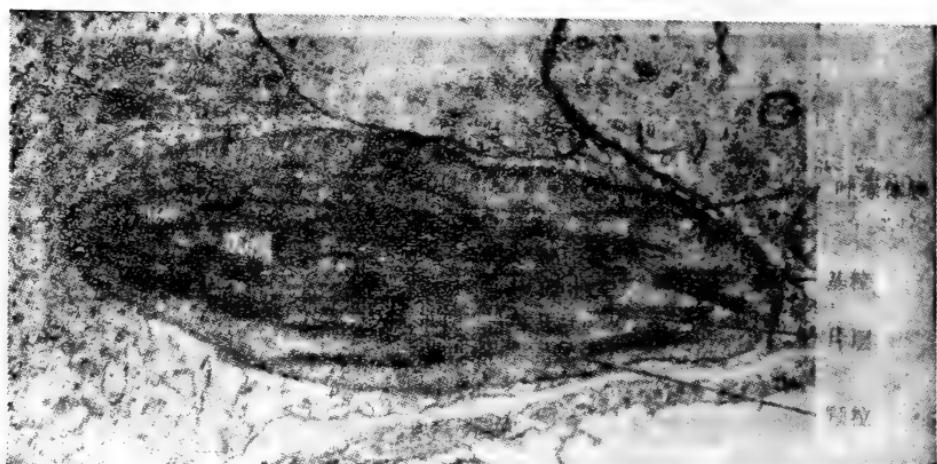


图7.1 豌豆茎切片(24,000×)，显示一个叶绿体。(Benjamin Bouck博士赠)

的捕获及其转变成化学能形式。暗反应（因其只需要光反应的产物而不需要光本身，故有此称）则利用光反应所捕获的能量。暗反应包括电子传递过程，这些过程在某些方面与线粒体中的电子传递相似。光合电子传递像线粒体电子传递一样，偶联着ATP的产生并提供电子以使还原型辅助因子（主要是NADPH）生成。二氧化碳随后通过消耗光合电子传递产生的ATP和NADPH的暗反应，而转变成有机化合物。

简言之，光合作用就是利用光能产生高能电子，而将

$\text{CO}_2$ 还原成碳水化合物的过程。电子在通过光合电子传递系统时产生ATP。因此，为了了解光合作用，必须先搞清楚三个基本方面的问题：

1. 光能的捕获及其转变成化学能形式；
2. 光合电子传递的性质和结果；
3. 二氧化碳还原成有机化合物。

其中第三个问题可能是了解得最清楚的了，第二个问题的研究也有所进展，只是第一个问题看来还是一个谜。下面，我们将扼要地综述所涉及的问题，并谈谈这些问题的解决情况。

## 光 的 本 质

如前所述，能可以多种形式出现：电磁波就是一种形式。你读书所藉助的光线和原子爆炸中致死的 $\gamma$ 射线，都是电磁波形式的能。电磁波形式的能表现出一种引人注目的两重性——它既具有粒子的某些特征，又具有波的某些特征。如果认为电磁辐射是一种波动现象，那么光线绕角的折射及其在衍射光栅上的行为，就很容易解释了。另一方面，在光与固体物质之间的许多相互作用中，例如“电眼”的激活，或是彗尾上的光压效应，电磁辐射的行为又像它是由不连续的粒子组成的。这些粒子称为光子或量子，它们代表构成任何类型电磁辐射的不连续的能量包。按照电磁辐射的波-粒二重性，我们既可以根据其波长，又可以根据其能量，来描述一种特定类型的辐射的特征。本世纪初的前后，德国物理学家Max Planck发现，电磁辐射的频率与其量子的能量之间的关系可表述为：

$$E = h\nu$$

这里， $E$  = 光子的能量

$$h = 6.624 \times 10^{-27} \text{ 尔格} \cdot \text{秒} \text{ (Planck 常数)}$$

$\nu$  = 辐射频率

这个关系式表明，电磁辐射的能量与其频率成正比，而与其波长成反比<sup>1)</sup>。正如在图7.2的电磁波谱中所看到的， $\gamma$  射

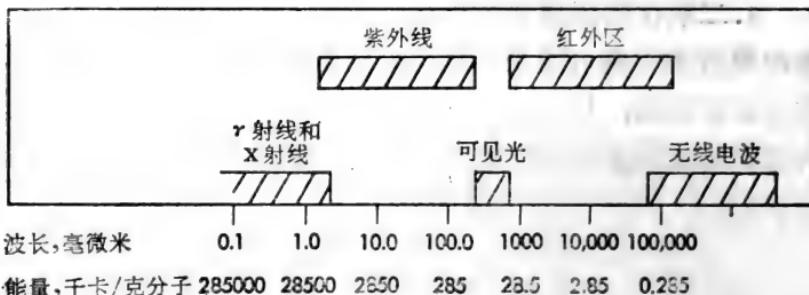


图7.2 电磁波谱。注意波长与能量之间的反比关系。

线是波长极短、能量极高的电磁波，而无线电波则是波长很长、能量很弱的电磁波。我们能够看得见的，相当狭小的一部分具有中等能量的电磁波谱，称为可见光区。这个光区供给光合作用所需的光能。

### 光能的捕获和转换

光合作用是以光合系统的色素吸收光能而开始的。色素可以极有效地吸收特定波长组的光，因而表现为高度着色的分子。正如你知道的，太阳光球所放出的光能是以种种波长

- 1) 因为在真空中所有电磁辐射都以  $3 \times 10^{10}$  厘米/秒的速度运行，而波的频率 ( $\nu$ ) 乘以波长 ( $\lambda$ ) 等于传播速度 ( $\nu\lambda = 3 \times 10^{10}$ )，所以波长和频率的关系如下：

$$\lambda = \frac{3 \times 10^{10}}{\nu}$$

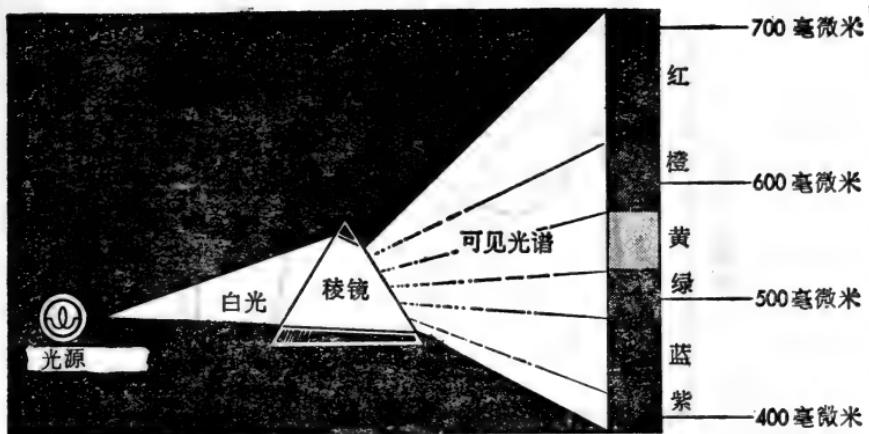


图7.3 白光的光谱色散

或颜色而射出的。光化学的定律告诉我们，只有被某个系统吸收的光能才能够在该系统内产生光化学效应。由于光学系统的色素只能有效地吸收一定波长的光，所以存在于混合波长的白光中的光能，只有一部分能够维持光合作用。当绿色植物被白光照射时，一定的色素吸收一些光能，光合作用即开始进行。这可以通过实验，观察依赖光的氧释放或依赖光的CO<sub>2</sub>同化而检查出来。然而，前已提到，白光是许多不同波长的混合光，其中有些光比另一些光可以更有效地支持光合作用。用适当的技术，例如光通过透镜、衍射光栅或一组滤光片，白光就可以被分成其各组成部分的不同波长的光（图7.3）。逐次使用白光的每个组分波长，我们可以测出哪些波长的光能最有效地维持光合作用。用固定量的光能照射光合作用系统，而改变波长，所产生的结果如图7.4所示。这种由能量相等而波长不同的光所产生的光化学效应曲线图谱叫做作用光谱。作用光谱可以表明哪种波长的光可以最有效地维持特定的光化学反应。光合作用的作用光谱则表明光谱中蓝色区和红色区的光对维持光合作用最有效。

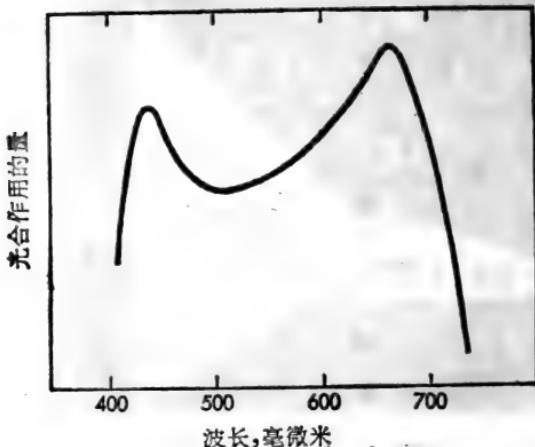


图7.4 绿色植物光合作用的作用光谱

测定光合作用的作用光谱，对于判定光合细胞器的哪种色素负责吸收入射光具有决定性意义。这是合理的分析，因为化学分析表明，叶绿体含有各种各样的高度着色的物质：有绿色的叶绿素，橙色、黄色和红色的类胡萝卜素，以及各种其它颜色的物质。将光合作用的作用光谱与叶绿体的各种色素的吸收光谱相对照，有力地表明叶绿素是光合作用系统中收集光的色素。叶绿素a（在绿色植物发现的几种叶绿素中的一种）的吸收光谱如图7.5所示。吸收光谱是物质吸收光的效率作为波长的函数的一种曲线图。我们看到，光合作用的作用光谱中的最高点，恰好相当于叶绿素吸收光谱中的最大吸收点。这种作用光谱和吸收光谱的一致性，说明叶绿素是光合作用系统中捕获光能的色素。其它方面的证据也支持叶绿素是绿色植物中捕获光能的色素的说法。例如，行使光合作用的藻类的突变种，由于失去了制造叶绿素的能力，就不能进行光合作用。此外，不含叶绿素的斑叶，例如老鹳草（牻牛儿苗）的斑叶，也不能进行光合作用。

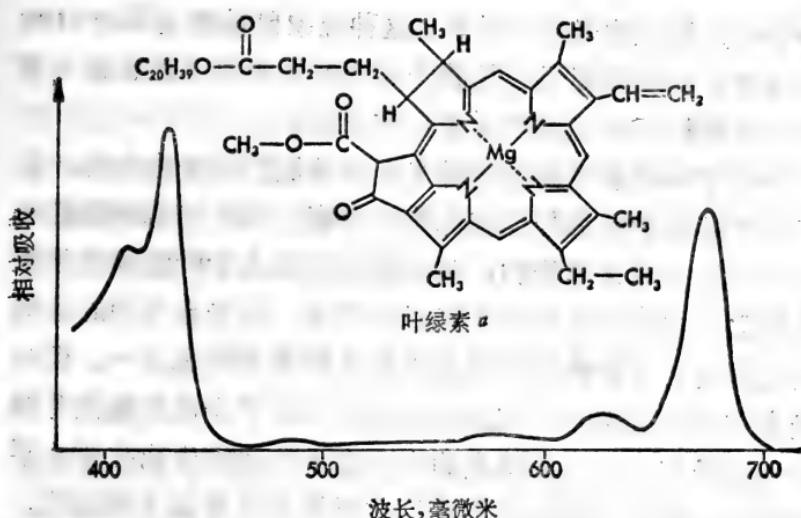


图7.5 叶绿素a的吸收光谱和结构

另一个重要的现象就是可见光谱红色区远端维持光合作用的效果急剧下降。这种长波光合作用效率下降的现象称为“红降”(red drop)。若干年以前，“红降”的发现者Rolph Emerson发现，在用短波长红光对光合作用系统照射的同时，也用长波长红光照射，即可避免红降。如图7.6的矩形图所示，他发现，短波长和长波长光的效果不仅仅是

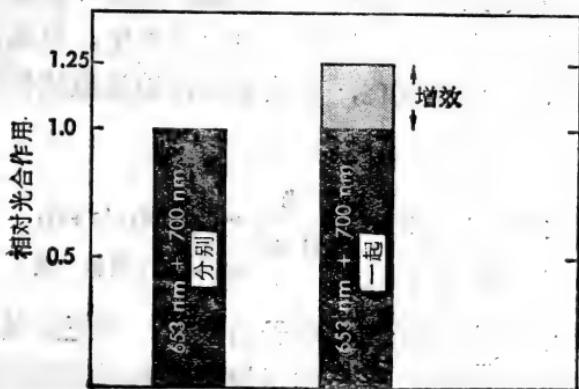


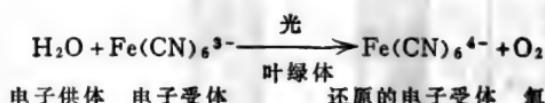
图7.6 增效作用

加合性的，而且也是协同性的。这种现象已被称为Emerson增效现象。此现象提示，长波长和短波长光并不是各自分别作用，而是相互协同地产生光合作用的。

证明了在绿色植物中两种光反应协同产生光合作用，以及鉴定了叶绿素是参与捕获光能的色素，并不能告诉我们光能是如何转变成化学能的。我们需要的是关于叶绿素分子吸收光能之后立即发生的事实在经过的描述，而光合作用的这些初始过程则是生物物理学中尚未解决的重大问题之一。但从对光合作用暗反应的研究中我们还是知道了光确实能使叶绿体产生电子流。有关光诱发的光合电子传递的生物化学水平上的研究，对于阐明光吸收后的化学结果是有很大帮助的，而且也为弄懂Emerson增效现象奠定了基础。

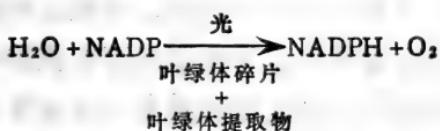
### 电子流与光合作用

叶绿体含有电子传递系统，此系统在某些方面与我们在线粒体中见到的相似。Robin Hill在30年代首先证明叶绿体具有电子传递能力。他发现，被照射的叶绿体悬浮液能够从水向适当的电子受体传递电子。例如，如果叶绿体、水和高铁氰化物在黑暗中混合，则什么也不会发生。但当这一系统受光照射时，则水被氧化，高铁氰化物被还原成低铁氰化物：

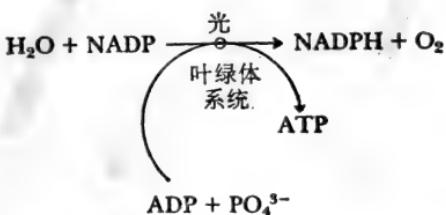


这样一种由叶绿体依赖光传递电子的反应，为纪念其发现者而称为Hill反应。起初，光合作用领域内的研究工作者们并不确信这种类型的反应涉及到光合作用。他们指出，这种植

物中并不存在的诸如高铁氰化物之类物质的依赖光的还原反应，可能仅仅是叶绿体的一种副反应。然而在50年代，一系列关于有明确生理重要性的电子受体的实验，证明了Hill反应和光合作用时发生的电子传递过程是有联系的。采用打碎的叶绿体碎片并利用水作为电子的来源，有可能将天然存在的电子传递体NADP还原成NADPH：



这个反应具有明显的生理重要意义，因为我们将会看到NADPH对于CO<sub>2</sub>的还原是必不可少的。但所需要的是叶绿体碎片，而不是完整叶绿体，因为NADP像很多磷酸化的分子一样，不易穿过叶绿体的膜。所以，我们必须打碎叶绿体，以容许NADP进入到叶绿体的电子传递机构中去。叶绿体提取液也是必需的，因为它包含着使NADP还原成NADPH所需的酶类和辅助因子。进一步的研究表明，ADP成为ATP的磷酸化作用与NADP在Hill反应过程中的还原作用是能够偶联起来的。这就证明，光能既可用于产生还原的辅助因子，又可用于光合作用系统产生ATP的光合磷酸化作用。



从这些实验搞清楚了，在叶绿体中正像在线粒体中一样，ATP的产生可能是与电子传递偶联的。可回忆一下，

在线粒体中，随着高能电子流通过电子传递链传到氧，其能量的一部分就用来驱动 ATP 的生成。在叶绿体内，由光所产生的高能电子，当它们通过叶绿体的电子传递链移动时，就可给光合磷酸化作用提供能量。虽然对于叶绿体的电子传递链不像对线粒体中的了解得那样清楚，但已知含有许多相似的组分，例如细胞色素，黄素和醌类。我们在叶绿体中确实发现了线粒体中所没有的电子传递体。叶绿体铁氧还蛋白就是其中之一。这种物质是统称为铁氧还蛋白类的一族非血红素铁蛋白中的一个成员。这些蛋白质参与叶绿体及某些厌氧细菌（例如梭菌）的氧化还原反应。这种铁之所以被定为“非血红素”，是因为它不像细胞色素的铁那样结合于血红素型的卟啉环之中。在叶绿体中，铁氧还蛋白执行将 NADP 还原成 NADPH 的重要功能。已知的铁氧还蛋白在光合电子传递中的位置和作用总结于图7.7。

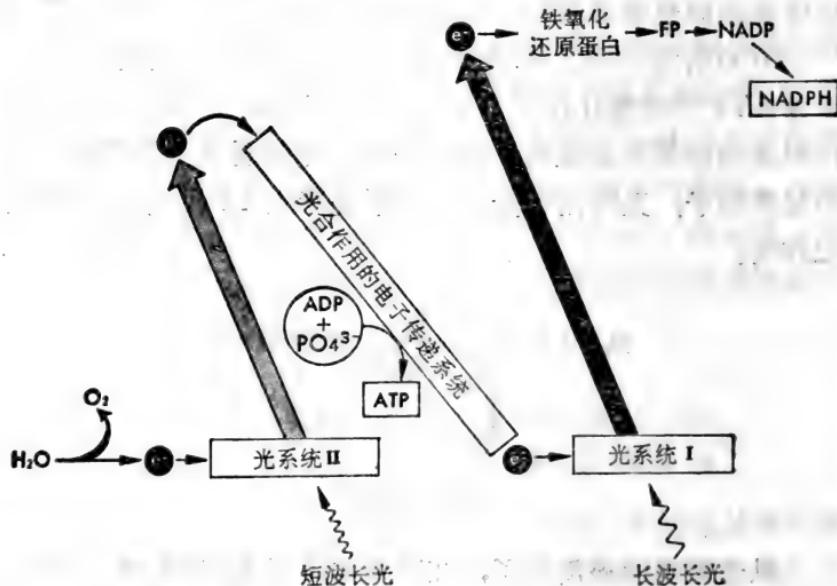
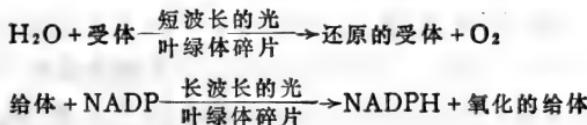


图7.7 绿色植物光合作用过程中的电子流

## 波长与光合电子传递

在50年代后期，通过对Hill反应的各种改变以及实验技术的改进，使得测定不同的波长对水 氧化和 NADP 还原的效应成为可能。当完成了这种测定并取得了结果后，就搞清了水氧化的和 NADP 还原的作用光谱是 不同的。较短波长的红光被证明能够有效地氧化水，而不能有效地支持NADP 还原。反之，较长波长的红光，对NADP还原有效，而对水的氧化只有很小的效应。这些观察总结如下：



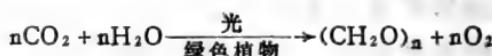
根据这些观察以及其它一些有关的实验，对光合作用作出了如图 7.7 所示的剖析。

在这个图式中，绿色植物的光合作用被画成了一个需要两种光反应的电子流过程。短波长的光用于供给水的氧化所需的能量。这种光的吸收，造成氧和高势能电子的产生。这些电子然后就藉一系列氧化还原反应，经过电子传递链传到终末受体。在电子传递过程中所释放的一些能量，藉偶联的ATP合成（光合磷酸化作用）而贮存起来。长波长的反应有两种功能。它可重新氧化终末受体，并且同时产生高还原电势的电子。这些电子，通过铁氧还蛋白和黄素蛋白，用于产生NADPH。在长波长反应和短波长反应两者中，我们都看到光为氧化-还原反应提供 能量。形象一些来说，光恰似用来将电子从水中泵出来而泵入 NADP 中去。这样，光驱动电子流的结果产生了ATP和NADPH。在绿色植物中，通过光合性电子传递所产生的NADPH 和 ATP主要用于CO<sub>2</sub>的

固定。

## 光合作用中碳周转的途径

在自然界中，光合作用的主要功能是用简单的原材料 $\text{CO}_2$ 和 $\text{H}_2\text{O}$ 制造复杂的有机分子。绿色植物所进行的光合作用可用下式表示：

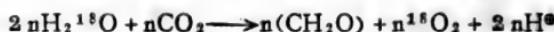


我们可以把 $(\text{CH}_2\text{O})_n$ 看作是代表糖类。这个 $\text{CO}_2$ 还原公式引出了许多问题。其中最重要的是：

1.  $\text{CO}_2$ 转变成糖的过程中的中间步骤是什么？
2. 光合作用中放出来的 $\text{O}_2$ 的来源是什么，是 $\text{H}_2\text{O}$ 还是 $\text{CO}_2$ ？

这两个问题都是在应用了同位素之后才有了答案的。其中第二个，即关于释放出来的氧的来源问题，是这两个问题中最容易回答的。

1941年，Ruben及其同事们应用氧的重同位素 $^{18}\text{O}$ ，来追踪在光合作用中释放的氧<sup>1)</sup>。他们发现，当他们使用 $^{18}\text{O}$ 标记的水时，所释放的氧是有 $^{18}\text{O}$ 标记的。反之，当他们使用 $^{18}\text{O}$ 标记的 $\text{CO}_2$ 时，只有很少的 $^{18}\text{O}$ 在释放的氧中发现。Ruben的实验证明光合作用中所释放的氧来源于水，可总结于下式：



碳周转途径的测定则是很不容易的，因为仅有很少量

1) 氧的最常见的形式是 $^{16}\text{O}$ ，其原子量为16左右。氧的原子量约为18的同位素在自然界是非常稀少的，仅以痕量存在。

的中间化合物生成，而且从CO<sub>2</sub>转变成其它有机化合物的反应非常迅速。例如，在一个实验的，可处理数量的植物材料（例如一片叶子或几百万个单细胞藻类）中，最多只有很少几微克（1微克 = 10<sup>-6</sup>克）的特定的光合作用中间产物。而且，在不到一秒的时间内，进行光合作用的植物就能将一些CO<sub>2</sub>转变成有机化合物形式。然而，加利福尼亚大学的Melvin Calvin 及其同事们通过新技术的引用及放射性同位素的使用克服了这些困难，并且成功地追踪了光合作用中从CO<sub>2</sub>到碳水化合物的碳周转途径。

放射性示踪物和纸层析法的结合使用解决了问题。研究者通过使用碳-14 (<sup>14</sup>C) 这种碳的放射性同位素，能够非常灵敏地测定有放射性CO<sub>2</sub>进入的那些化合物。纸层析法使他们能够将微克量的复杂混合物分成其各种组分。在研究光合作用中的CO<sub>2</sub>固定时，他们将一片叶子或一些绿藻暴露于<sup>14</sup>C标记的二氧化碳 (<sup>14</sup>CO<sub>2</sub>) 中，历时 0.5 秒至几分钟不等。在暴露一定时间后，粉碎植物材料并用热乙醇提取。将小量的放射性提取物点在一张滤纸的一角。然后，如图 7.8 所示，用适当的溶剂双向展示纸层析谱。在放射性提取物的组分分开之后，应用放射自显影方法测定各组分在纸层析谱上的位置。做法是将一片感光胶片放在纸谱上，经过一定时间的曝光。由于含放射性碳的化合物所发出的放射线使感光胶片变黑，所以利用这种技术可以定出这些化合物在纸谱上的位置。因为特定的一种化合物，在仔细控制的条件下，势必移动到纸谱上同一位置，所以这种技术也有助于鉴定提取物的组分。光合作用实验的一个典型的放射自显影相片示于图7.9。从这个图中可以看出，仅仅经过一分钟的光合作用，放射性CO<sub>2</sub>就进入了十多种化合物中。然而，加利福尼亚的研究组发现，若减少CO<sub>2</sub>固定作用时间，则被标记的化合物

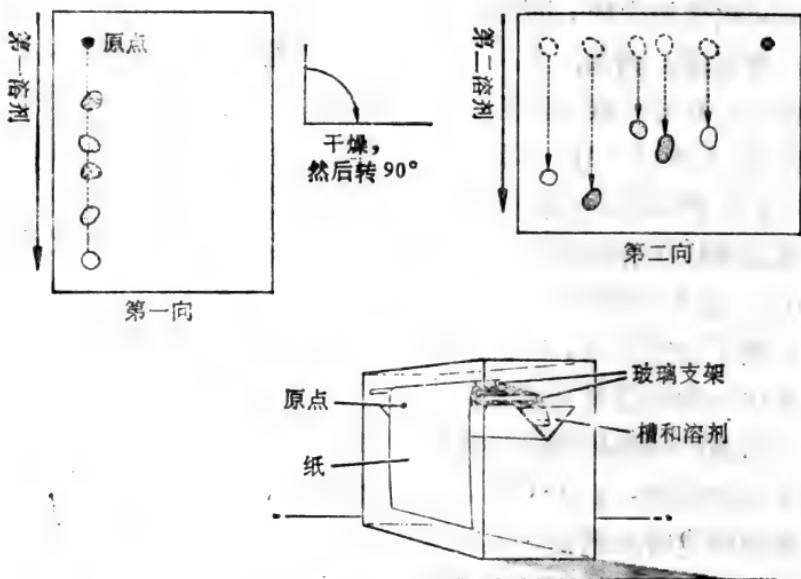


图7.8 双向层析法示意图

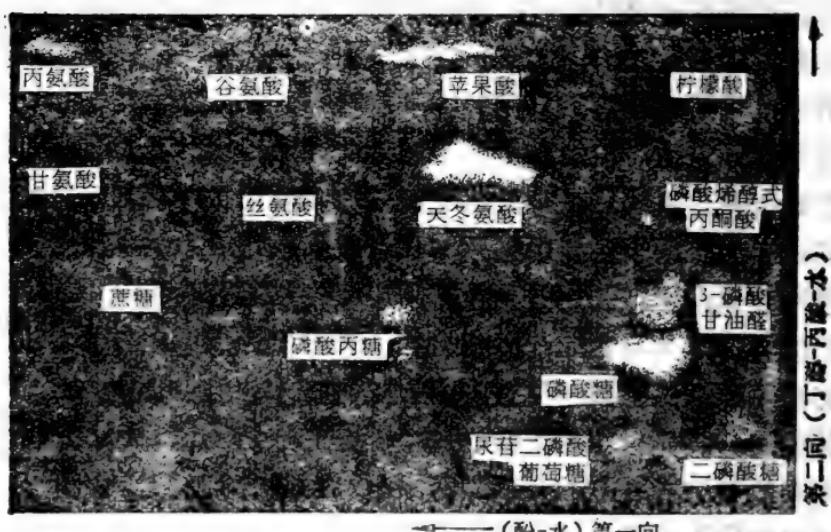


图7.9 显示30秒钟光合作用后含有放射性碳的化合物的放射自显影图

便较少。暴露时间为 0.5 秒时，只有一种化合物，即 3- 磷酸甘油酸 (3-PGA) 被标记。这一实验以及随后的实验证明 3-PGA 是 CO<sub>2</sub> 摄入的第一种稳定的化合物。

现在研究者已将注意力转移到受体分子的鉴定，因而已经设计了另一些实验，用于测定何种分子与 CO<sub>2</sub> 反应形成 3-PGA。据知受体分子 X 参与下列类型的反应，



我们能得到关于其行为的某些结论。这就是，当 CO<sub>2</sub> 加入此系统时，X 的数量水平必然由于其被羧化产生 3-PGA 而降低。此外，若将光关闭，则 X 的数量水平必然由于供给 CO<sub>2</sub> 还原反应的能量来源的断绝而增加。当这些推理引入实验条件下的光合作用系统时，1,5-二磷酸核酮糖 (RuDP) 便显示出预期于 X 的全部特征。从这些实验，以及其它一些观察，可以清楚地看到，1,5-二磷酸核酮糖是 CO<sub>2</sub> 的受体。

关于 CO<sub>2</sub> 固定作用的时间历程的进一步研究表明，3-PGA 一旦形成，便转变成 3- 磷酸甘油醛 (一种丙糖)。Calvin 及其同事发现，此后这种糖的三碳骨架或是用于二氧化碳受体 RuDP 的再生，或是最后从导致 RuDP 生成的反应循环中消失，而用于其它合成反应，例如脂肪或氨基酸的产生。

光合作用中碳周转途径的梗概示于简化的碳还原循环图，即图 7.10。碳还原反应是从 CO<sub>2</sub> 与受体分子 RuDP 的反应开始的。在羧基歧化酶的作用下，CO<sub>2</sub> 和 RuDP 化合生成一个过渡性的六碳中间化合物，后者降解产生两分子 PGA。在这个循环的关键反应中，磷酸丙糖脱氢酶利用 NADPH 和 ATP 将 PGA 还原成为丙糖，即 3- 磷酸甘油醛。此时，或在随后的反应中，这些化合物可从循环中消失，以满足细胞的

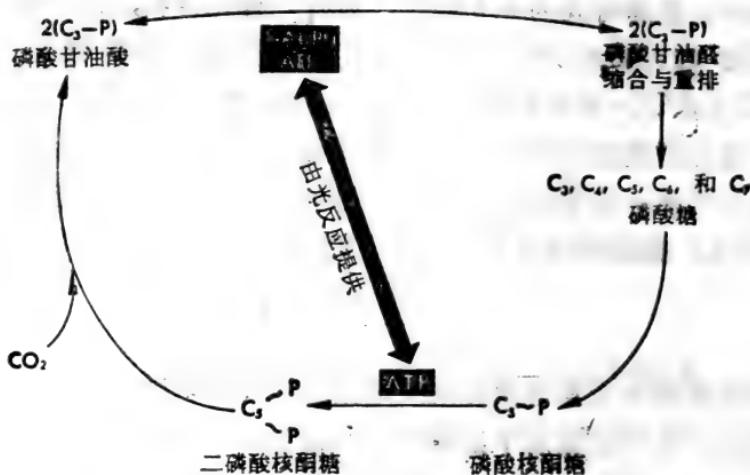


图7.10 碳还原循环的简化图

下标的数字表示循环中各种中间化合物的碳原子数目。〔引自 R.K. Clayton Molecular Physics in Photosynthesis, Wiley, New York, 1965, p.120〕

其它生物合成的需要。但是，为了保持这种循环，已固定的碳有些必须经过一系列复杂的缩合和重排，以使  $\text{CO}_2$  的受体 RuDP 再生。可以理解，为了继续运转，碳还原循环必须有还原剂 NADPH 及 ATP 的连续不断地供应，而这些物质就是靠光合作用的光反应提供的。

## 第八章 能与生物合成

细胞的一些很重要的生物合成反应需要将许多小单元精确地装配成大单位。糖装配成多糖，氨基酸聚合成蛋白质，以及糖、核苷酸和磷酸结合成为核酸，都可以作为例子。所有这些装配反应的热力学都是这样的，即除非向系统供应能量，它们是不能发生的。所需的能量直接或间接地都由ATP供给。在典型的情况下，如我们将要看到的，ATP是很少实际参加较小单位装配成较大实体的。通常总是由先一步的需要ATP的反应而形成一种高能前体，来直接参与形成较大的分子。我们将以讨论DNA这个细胞的最特征性的分子，来开始能与生物合成的概述。

### DNA的功能与生物合成

经验告诉我们，可以预期，子女一定与双亲相像。大猫永远产生小猫；鲑鱼的卵孵化出来的是更多的鲑鱼；金盏花则是从金盏花种子发育而成的。遗传的连续性是如此地符合预期结果，以致高度定量的和精确的科学——遗传学得以兴起。人们会问：“赋予生命以特征的这种遗传连续性，它的化学基础是什么？”确实，过去有一些人曾经想从化学角度对遗传机理进行有意义的探讨。现在这些反问式地提出来的问题，在不久以前已列为生物学的中心问题。

Gribbiths的实验首先证明了遗传的化学基础（虽然当时还没有像现在这样的认识）。他曾经研究了感染肺炎的细

菌——肺炎双球菌 (*Diplococcus pneumoniae*) 这种细菌能够以遗传性状不同的和均可遗传的两种类型存在，即粗糙型 (R) 和光滑型 (S)。已经证明，R型注射给小鼠是无毒性的（非病原性的，不致病的）。另一方面，S型注射给小鼠显示毒性很大，可引起致命的肺炎。Gribbiths的实验是同时注射小量活的非病原性R型与大量的以热杀死的病原性S型细菌。虽然，单独注射死的S型细菌不伤害小鼠，但活R和死S的混合物则可引起致命的肺炎。尸体剖检时所取的血样表明，有活的有毒性的S型细菌存在。这些S型细菌随后还显示可产生许多世代相同的S型细菌。既然根据技术上的理由，可以排除R型自发地突变成S型的可能，那么Gribbiths的实验清楚地表明，有些R型细胞转变成了有毒性的S型细胞。随后的实验是将Gribbiths的整体动物上的观察发展到了试管里的离体实验。这些实验表明，当R型细胞生长在加入经热杀死的S细胞的介质中，甚或生长在加入经热杀死的S型细胞的浸出物的介质中时，有些R型细胞就可转变成活的有毒性的S型细胞。

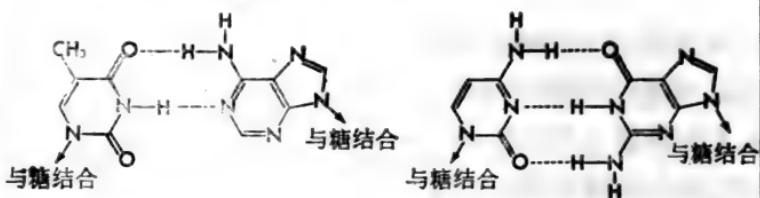
显然，此时测定浸出液中转变因素的化学本质是极为重要的。1944年，Avery, MacLeod和McCarty在一个极其重要的实验中证明了这个因素是DNA。他们证明，从S型细胞提取和纯化的DNA，能够将一些R型细菌转变成S型的。而且用一种可水解DNA的酶——脱氧核糖核酸酶(DNase) 处理浸出物，便可破坏它的转变能力。另一方面，浸出物的活性却不受核糖核酸酶(RNase) 或蛋白酶处理的影响。由此可见，DNA是存在于有转变作用的浸出物中的遗传信息的化学贮存物。从其它生物系统所得到的证据也说明，DNA在许多不同种类的生物体遗传上起着关键作用。细胞学观察表明，实质上高等生物细胞中所有的DNA都存在于细胞核内。而且在染色体变为可见的细胞分裂时

期，发现所有的DNA都是与染色体结合存在的。化学分析表明，正如在细胞分裂时染色体数目加倍一样，细胞中DNA的数量也是加倍的。用某些含DNA的病毒进行的实验表明，这些病毒的遗传信息包含在它们的DNA内。在50年代初期，大量的证据都表明DNA是遗传物质。所缺少的是有关传递机理的证据——似乎没有人知道DNA中的遗传信息是如何忠实地复制，以及如何从这一代向下一代传递。

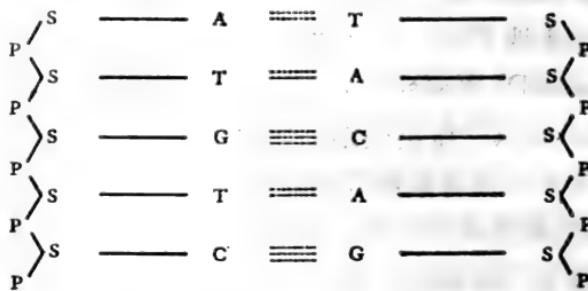
James D. Watson（一位美国生物科学家）与Francis H.C. Crick（一位英国结晶学家）的合作也是在五十年代初期的这个历史背景中开始的。Watson和Crick认识到，阐明DNA的结构是可以解决这种关键性的遗传传递分子如何保存信息这一问题的。利用对DNA的化学和X线结晶学的观察，他们开始了揭示DNA结构的尝试。根据化学数据，他们知道DNA除含有脱氧核糖和磷酸以外，还含有四种含氮的碱基。后者中的两个，即腺嘌呤（A）和鸟嘌呤（G），是嘌呤化合物；另外两个，即胸嘧啶（T）和胞嘧啶（C），为嘧啶化合物。此外，根据对许多不同来源的DNA的详细的化学分析，他们还查明在嘌呤碱和嘧啶碱之间存在着重要的关系。A的克分子数总是同T的克分子数相等，而G的克分子数又等于C的克分子数。具有决定意义的是，X线结晶学的数据提示，DNA是一个双股的螺旋。结晶学数据表明，在DNA双股螺旋中，股间的距离正好容纳相对并置的嘌呤和嘧啶。1953年，Watson和Crick根据我们叙述过的这些数据设想了如图8.1所示的DNA的结构。他们进而提出，遗传信息就编码于生物体的DNA核苷酸连接顺序或次序之中<sup>1)</sup>。

1) 对于这个一般原则的唯一例外已在病毒中发现，许多病毒利用RNA而不是DNA作为遗传信息的载体。

[A] 互补碱基对之间的氢键



[B] 两股 DNA 中互补的碱基序列



[C] DNA 双螺旋中两股的排列

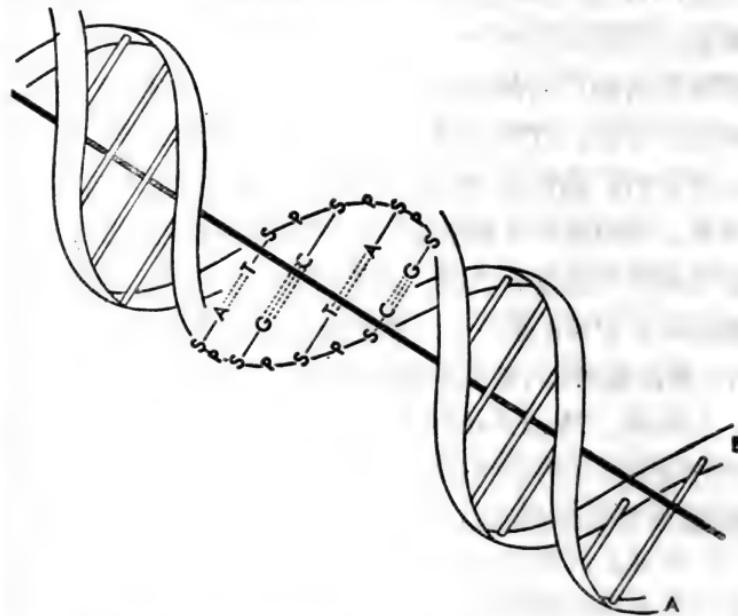


图8.1 DNA从互补碱基对到双股螺旋的结构。A, 腺嘌呤; G, 鸟嘌呤; T, 胸腺嘧啶; C, 胞嘧啶; S, 糖; P, 磷酸

Watson和Crick指出，DNA结构表示着一种机理，通过这一机理，分裂的细胞可将它的遗传物质的精确复制品分别传给两个子细胞。

如图8.1所示，DNA是由两条多核苷酸链组成的双螺旋。这两条链是由嘌呤和嘧啶碱基互补对之间形成的氢键维系在一起的。也就是说，A链上的一个腺嘌呤通过氢键连接着B链上的胸嘧啶。相似地，一条链上的鸟嘌呤通过氢键连接着另一条链上的胞嘧啶。根据空间位置和能量上的考虑，这种A-T，G-C型的互补碱基配对必然存在于DNA分子中。当DNA复制时，其两股链分开。每一股链，通过一系列需要多种酶（包括DNA聚合酶）的复杂反应物中的互补碱基的配对作用，从细胞的三磷酸脱氧核糖核苷库中选取并排列合适的碱基（图8.2）。这些三磷酸核苷是“高能”化合物，它们是与ATP通过两步反应而形成的，如对三磷酸胞嘧啶核苷（CTP）的图解所示：

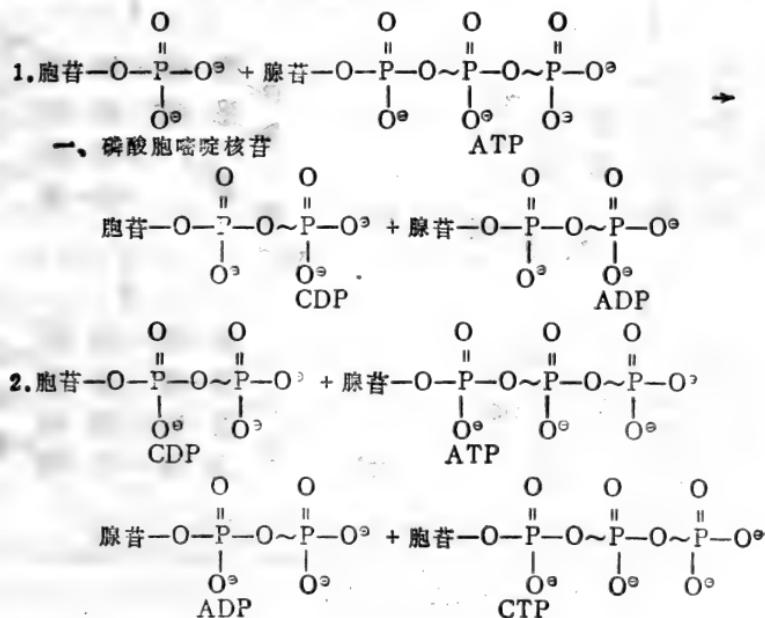


图8.2所列的图式表明，DNA双螺旋的每一股都能够指导其互补链的形成。这给细胞分裂期间遗传信息的保持现象提供了化学基础。很明显，遗传的化学基础寓于DNA分子的核苷酸组成和顺序的忠实复制。Watson-Crick理论革新和指导了现代生物学的很多工作和思想。由于他们的创造性的概念，Watson和Crick获得了诺贝尔奖金。

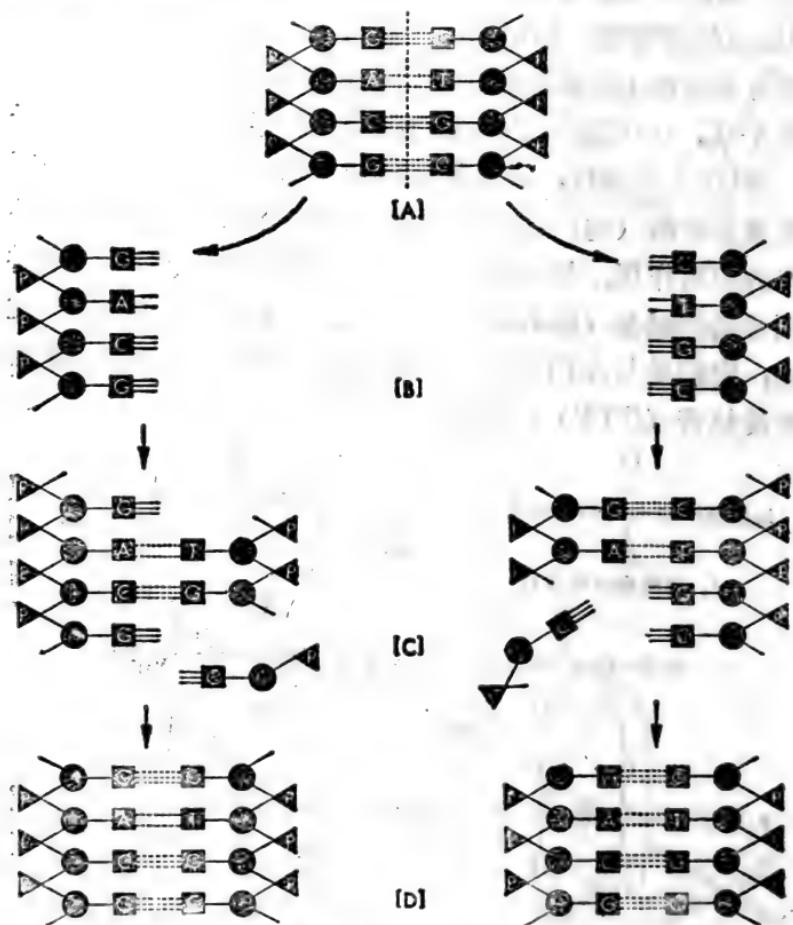


图8.2 DNA的复制 按照Watson-Crick理论，DNA复制时，先是亲代的双链分开，然后通过在每一条股链上加入互补的核苷酸，形成了两个相同的子代DNA分子。

至此，我们对DNA的讨论已经涉及到遗传信息的复制和保持的机理。我们已经知道了遗传信息如何从这一代向下一代不断地传递，但是我们对于寓于DNA内的遗传信息是如何得到表达的，却尚未介绍。细胞的DNA中所包含的遗传信息最后是在蛋白质合成上表达出来的。这是因为决定着细胞合成和降解能力的酶就是蛋白质。少许酶类的存在与否完全能改变任何细胞的行为和功能。显然，要想弄懂基因如何决定细胞以至生物有机体的遗传性状，必须搞清楚基因是如何指导蛋白质合成的。

## RNA与蛋白质合成

一种特定蛋白质的合成，要求将一定的氨基酸装配成正确的线性序列。这个任务提出了许多问题。首先，氨基酸的聚合需要能量。这能量（我们将会看到）是以ATP形式提供的。其次，必须存在从细胞代谢库中选取特定比例的氨基酸的机理。第三，这种机理还必须提供把各种氨基酸掺入正要合成的特定蛋白质所特有的序列的途径。三种不同的RNA——转移RNA(tRNA)、信使RNA(mRNA)和核糖核蛋白体RNA(rRNA)——在氨基酸的适当选取和编排顺序，从而形成蛋白质当中起着关键性的作用。在论述RNA在蛋白质合成中的作用之前，让我们先讲一点关于RNA本身的合成作用。

细胞含有一种叫做RNA聚合酶的酶，能催化三磷酸核糖核苷聚合成RNA。然而，在细胞中有许多种不同的RNA分子。各种RNA分子在大小、功能、核苷酸组成（通常称做碱基组成）和核苷酸顺序方面是不同的。一种特定的RNA分子的碱基组成和顺序，是通过DNA双链之一上的碱基与细

胞环境中存在的三磷酸核糖核苷之间的互补碱基配对过程，而由DNA决定的。DNA的一个特定区段的组成和顺序，规定了RNA分子中的互补的组成和顺序。概述了RNA合成方式之后，让我们转回到RNA在蛋白质合成的作用的讨论。

蛋白质合成的必需开端是从细胞库中选取氨基酸。决定氨基酸组成和顺序的信息被编码于信使RNA的碱基组成和顺序之中。但是，在碱基和氨基酸之间并没有一对一的对应关系。由于RNA中只有四种碱基，一对一的对应关系将只能指定四种不同的氨基酸，而我们知道，蛋白质中却有20种氨基酸。数学分析表明，只有当四个碱基A、G、U和C中的三个联成一个组合来指定一种氨基酸时，才可以有足够的不

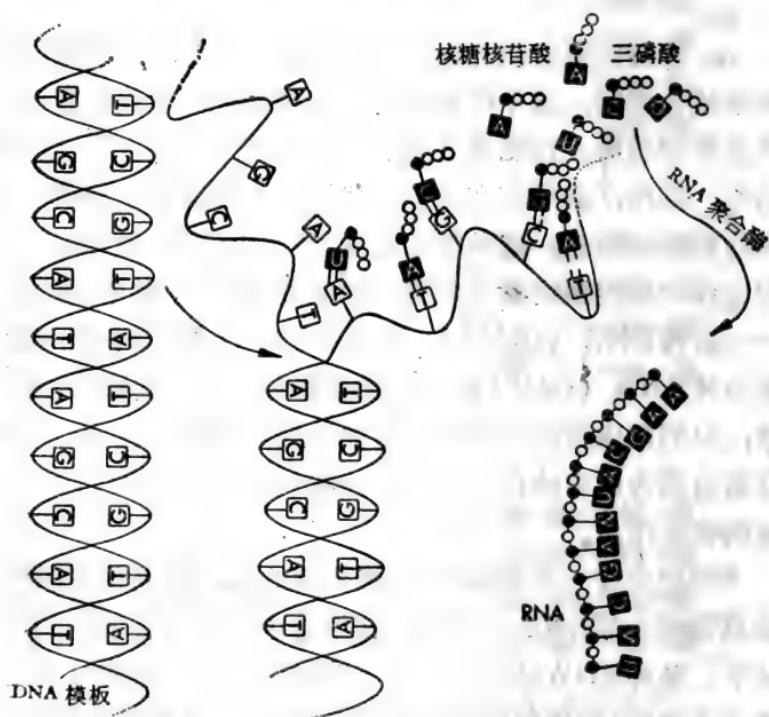


图8.3 RNA合成概况

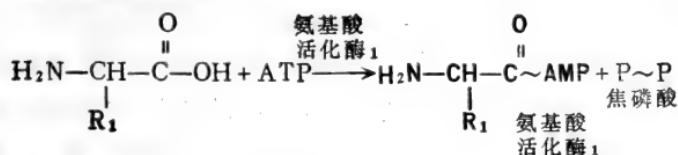
同的可能组合，为20种不同的氨基酸独特地进行编码。实际上，64个化学上独特的三联组合体可以由RNA中存在的四种碱基装配。由于连接次序之重要，所以有64个组合，UUC在化学上与CUU或UCU是不等同的。这样一种能够对特定氨基酸的嵌入进行编码的碱基三联体就叫做密码子。先进的技术和富有想像力的实验相配合都证实了密码子概念的真实性。

在50年代晚期，实验技术已发展到能够在活细胞之外的试管中研究蛋白质的合成。

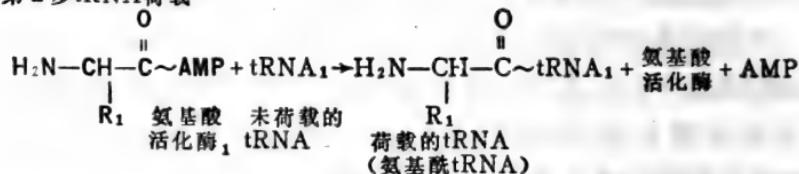
Marshall Nirenberg利用无细胞蛋白质合成系统证明，在此系统中加入多聚尿苷酸（poly-U），可引起多聚苯丙氨酸的合成。由于在poly-U中仅有的碱基是尿嘧啶，Nirenberg的实验证明了在mRNA中三个U的序列组成了指导苯丙氨酸掺入蛋白质的密码子。后来实验者应用其它的合成多聚核苷酸鉴定出存在于别的密码子中的编码字母。

虽然多肽链中的氨基酸种类和顺序决定于mRNA的核苷酸顺序，氨基酸自身却不能直接与mRNA链发生相互作用。有一类起连接作用的RNA分子，叫做转移RNA（tRNA）。tRNA的功能是挑选出合适的活化氨基酸，并把它们带到mRNA上去。氨基酸与tRNA之间的反应需要能量。于是氨基酸首先通过与ATP反应而被“活化”成腺苷酸氨基酰。然后，活化的氨基酸与tRNA反应形成氨基酰tRNA。这些关系概括于下列的反应序列中：

#### 第1步氨基酸活化



## 第2步tRNA荷载



20种氨基酸的每一种都有一种专一类型的tRNA。同时也有一种专一的活化酶，通过它，将特定氨基酸结合于其自身类型的tRNA。

tRNA的功能像是一种接合器，因为在其多核苷酸链中的某处有可能是三个碱基一组的反密码子。每种类型的tRNA都假定含有其自己的特异的反密码子。假设的反密码子中的三个碱基与一个特定密码子中的碱基是互补的。例如：因为决定苯丙氨酸的密码子之一已知是UUU，所以在接纳苯丙氨酸的一种类型的tRNA上的反密码子应当是互补的三联体AAA。当代的理论认为，在蛋白质合成过程中，mRNA上的密码子序列，通过mRNA密码子与tRNA反密码子之间的特异性的相互作用而吸引tRNA的适当序列。实验证据表明，tRNA与mRNA之间的这种相互作用，不论其本质如何，只有在核糖核蛋白体上才能进行。核糖核蛋白体是一种亚显微细胞器，物理学研究和电子显微镜观察证明它是由两部分组成，其中一个部分比另一个大一些。两部分都含有RNA和蛋白质，对蛋白质的合成都是必需的。根据大小我们能够区分出两类RNA：一为大片段，分子量略大于 $1\times 10^6$ 道尔顿；一为较小的片段，分子量为 $5\times 10^5$ 道尔顿左右。除RNA外，还有许多不同的蛋白质结合在核糖核蛋白体上。无疑地，这些蛋白质有的起着结构作用，而另一些可能作为酶而起作用。但是，它们在蛋白质合成中的确切作用尚不清楚。我们确实知道，只有当信使RNA的链与核糖核蛋白体

结合时蛋白质的合成才能起动。此后核糖核蛋白体便相继与信使RNA链上的一系列决定氨基酸的密码子接触。实际上，不只一个，而是许多个核糖核蛋白体同时与mRNA链结合，并对mRNA链进行阅读。这样一种核糖核蛋白体与mRNA

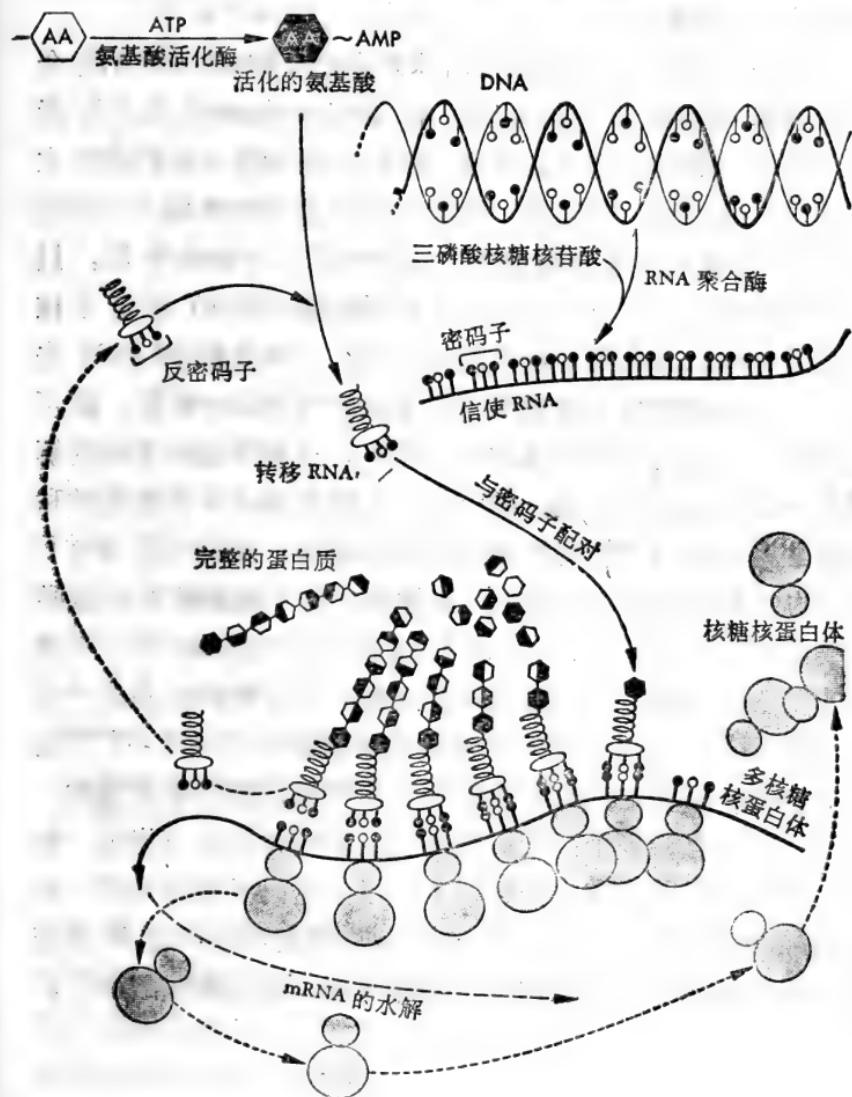


图8.4 蛋白质合成的梗概

的复合物就是多核糖核蛋白体。在密码子-核糖核蛋白体连续接触的过程中，各种氨基酰tRNA被相继从细胞环境中挑选出来，同时其氨基酰基通过酶促过程掺入到正在增长的多肽链上去。直到多肽链合成完成，多肽链一直结合在核糖核蛋白体上（图8.4）。

特定的密码子-核糖核蛋白体复合物自许多tRNA混合物中选择一种特定tRNA的能力，是Nirenberg及其合作者所证明的。他们测定了许多密码子的字母顺序。他们的技术依据以下的观察，即当将一种特定三联核苷酸密码子（例如UUU）加入到含有核糖核蛋白体和tRNA的系统中时，只有一种类型的tRNA（在这里是苯丙氨酸tRNA）结合于核糖核蛋白体上。当将许多不同的已知的三联核苷酸加进去时，通过测定结合于核糖核蛋白体上的tRNA的类型，就可以确定许多密码子的精确的“拼写”。这对于遗传密码的解读是一种关键性的贡献。举个例子，我们看一下半胱氨酸和缬氨酸密码词的“拼写”是怎样搞清楚的。从使用仅含有U和G的多聚核苷酸的研究中，能推断出给半胱氨酸和缬氨酸编码的密码子两者都含有二个U和一个G。合成的UGU与携带半胱氨酸的tRNA的结合研究证明，半胱氨酸密码的“拼写”是UGU。通过同样的方法发现缬氨酸是由含有GUU组合的密码子来决定的。因为在蛋白质中只找到20种氨基酸，而密码子却有60多个，所以很明显，有些氨基酸可能由一种以上的密码子所决定。一种以上的已知密码子翻译成同一种氨基酸叫做简并性。图8.5是一本字典，我们可以用它将核苷酸密码子的核苷酸三联体语言翻译成蛋白质的氨基酸语言。

第一个字母	第二 个 字 母				第三个字母
	U	C	A	G	
U	苯丙氨酸	丝氨酸	酪氨酸	半胱氨酸	U
	苯丙氨酸	丝氨酸	酪氨酸	半胱氨酸	C
	亮氨酸	丝氨酸	无	无	A
	亮氨酸	丝氨酸	无	色氨酸	G
C	亮氨酸	脯氨酸	组氨酸	精氨酸	U
	亮氨酸	脯氨酸	组氨酸	精氨酸	C
	亮氨酸	脯氨酸	谷氨酰胺	精氨酸	A
	亮氨酸	脯氨酸	谷氨酰胺	精氨酸	G
A	异亮氨酸	苏氨酸	天冬酰胺	丝氨酸	U
	异亮氨酸	苏氨酸	天冬酰胺	丝氨酸	C
	异亮氨酸	苏氨酸	赖氨酸	精氨酸	A
	甲硫氨酸	苏氨酸	赖氨酸	精氨酸	G
G	缬氨酸	丙氨酸	天冬氨酸	甘氨酸	U
	缬氨酸	丙氨酸	天冬氨酸	甘氨酸	C
	缬氨酸	丙氨酸	谷氨酸	甘氨酸	A
	缬氨酸	丙氨酸	谷氨酸	甘氨酸	G

图8.5 遗传密码。决定所示氨基酸的密码子的第一个字母列在左栏，第二个字母列在上栏，第三个字母列在右栏。“无”表示终止多肽链的无意义密码子。

现在，让我们对细胞中存在的各种类型RNA的代谢稳定性作一简短介绍，来结束关于蛋白质合成的讨论。说来特别，核糖核蛋白体RNA和tRNA是相当长寿的。相反，蛋白质合成的模板mRNA的代谢寿命一般（但不总是）要短得多。通常经过一个短暂的时间（往往只有几分钟）之后，

RNA水解酶就会使其降解。然而也有例子表明，在有些动物系统内，某些mRNA可稳定达几天之久。

尽管mRNA寿命长短的范围不同，但对于比tRNA和核糖核蛋白体RNA的寿命短的mRNA，我们还是可以认识到其实效用的。核糖核蛋白体RNA和tRNA可以看作是细胞的蛋白质合成工厂的机器。给这种机器编制程序的指令则包藏在mRNA的核苷酸顺序里面。短寿命的mRNA使细胞能够通过随时制造不同的信使，而得以周期性地改变其对蛋白质合成的指令。由于细胞的现有的tRNA和核糖核蛋白体能够运用各式各样不同的mRNA，因此细胞同底特律市的汽车工厂不一样，不必每当接到一种新的指令时就花费能量和物质来更换合成蛋白质的基本机器。

### 多糖的合成

多糖是细胞的重要结构成分，并且在许多细胞的能量代谢中起着关键作用。淀粉（葡萄糖的聚合体）用作植物细胞的能量贮存分子。而在动物细胞中，糖原（也是葡萄糖的聚合体）也有同样的功用。糖原的合成可作为例子，代表生物系统中大多数多糖合成所遵循的一条总的路线。

糖原的葡萄糖单位的装配是需要能量的。所以，葡萄糖单位在它们参加糖原合成之前必须经过活化。合成所需的葡萄糖的活化形式是尿苷二磷酸葡萄糖（UDPG）。UDPG的形成需要三磷酸尿苷（UTP）和1-磷酸葡萄糖（G-1-P）。ATP参与UTP和G-1-P的形成。一旦UDPG形成，糖原合成酶就把它加到细胞中已存在的糖原上去。糖原不是直线形的，而是有分枝的葡萄糖多聚体。由于糖原合成酶只是使原有的糖原链线性地加长，所以还有糖原分枝酶使每10个左右葡萄糖单位便产生一个分枝。糖原的生物合成图解示于图8.6。



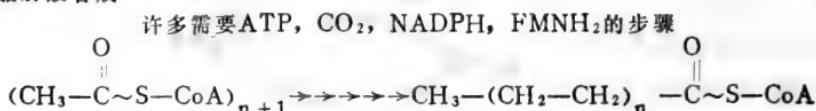
图8.6 糖原的生物合成

## 脂肪的合成

脂肪，特别是在像人类这样的哺乳动物中，是细胞的最重要的能量贮存物之一。像蛋白质、核酸和多糖一样，脂肪的生物合成也是一种需能过程。脂肪生物合成所需的能量是由ATP的酸酐键和乙酰辅酶A的硫酯键提供的。可能记得，ATP的来源是糖原酵解、氧化磷酸化，以及在某些细胞中的光合作用。适当地提醒一下：碳水化合物代谢是脂肪生物合成所用乙酰CoA的主要来源。在葡萄糖降解过程中形成了丙酮酸。进一步的酶促作用将丙酮酸的三个碳藉脱羧作用而除去一个。剩下的二碳片段最后与辅酶A反应而形成乙酰CoA，后者在进行着呼吸作用的细胞中可以进入三羧酸循环或掺入脂肪合成。脂肪合成中，乙酰CoA的利用包括一整套需要ATP和还原型辅助因子（例如NADPH）的复杂的反应序列。这些反应的结果，形成了长链脂肪酰CoA的衍生物。一直与CoA结合的这些脂肪酸与磷酸化形式的甘油反应，以完成脂肪的合成（图8.6）。这些反应的结果便产生了脂肪。这些脂肪被贮存起来，以供细胞在需要时利用。

其化学键中的能量。以后它可以被细胞动员和氧化。脂肪合成是一种能力学上代价高昂的贮存备用能量的方式。在代谢正常的细胞中，它只是在ATP和碳骨架的供应水平很高时才积累起来。

#### 脂肪酸合成



#### 脂肪酸和甘油的缩合

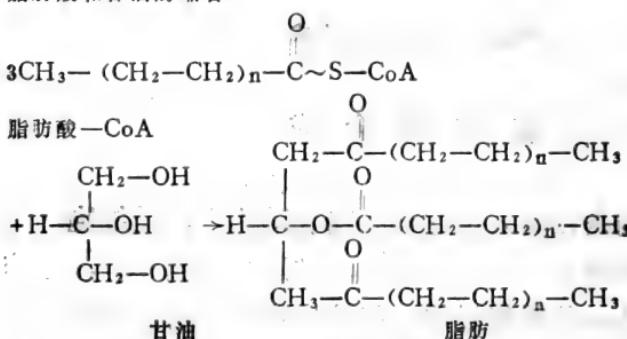


图8.7 脂肪的生成

## 小结

本章概述了细胞进行的一些主要生物合成反应。蛋白质的生物合成与脂肪的合成比较起来，或者RNA的合成与DNA的合成比较起来，它们所需的原料和酶类都很不相同。然而，所有这些生物合成反应都是需能过程——它们都消耗能量。所需的能量是由放能反应（通常以ATP的形式）提供的。一般说来，ATP之用于产生这些反应是间接的。细胞利用ATP产生一种具有反应活性的中间化合物，例如蛋白质合成中的氨基酰tRNA或核酸合成中的三磷酸核苷。然后，这些反应活性中间物在随后的反应中结合起来产生所需要的分子。

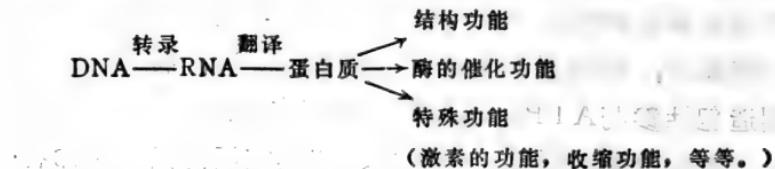
## 第九章 代谢调控

生命是复杂的，它的化学也是复杂的。在任何时刻，任何一个机体内都可以发生几百种甚或几千种不同的反应；然而这些反应并不是杂乱无章地和各行其是地进行的。对发生于活细胞中的种种反应作精细的分析，就可揭示出各代谢途径之间相互依存和相互配合的重要现象。一组反应，例如发酵作用或氧化磷酸化作用中的那些反应，可以制造出ATP；另一组反应，例如蛋白质合成中的那些反应，将利用ATP来制造包括参与ATP生成的那些酶在内的细胞中所有的酶。生长、细胞分裂、运动、应激性、或其它任何代表生命特征的过程，需要许多各种各样的化学反应以一种合适的速度进行，并达到一种合适的程度，以适应于支持机体的总的新陈代谢。因此，发生于细胞中的种种反应必须是有调节的，这样才能使它们和谐地编织于机体的总代谢网络中。这许多各别反应的周期性的和必不可少的调节并不是偶然的结果。在任何活机体内，都有一定的调控机理指挥着代谢调节，以适应不断变化着的环境的要求。在这些调控中，有些是在指令水平上操作的：另一些是在代谢水平上工作的。那些在指令水平上操作的调控，改变着细胞制造蛋白质的数量和种类。代谢水平上的调控，调节着原先存在的酶的活性。本章我们将讨论细胞调控其新陈代谢的某些方式。

### 指令水平上的调控

细胞代谢的最根本的决定因素也许是在基因水平上操作

的。为了使细胞能够指导一种特定的生化反应，指导这一反应所需的信息必须存在于细胞的遗传秉赋，即其DNA中。而且，这些信息不仅仅是存在于细胞的DNA中，为了左右细胞的代谢，它还必须表达出来才行。DNA中的遗传信息是通过信使RNA的合成而表达的。可以回想起来，这一过程就是上一章所讨论的转录过程，在这个过程中DNA的一条链指导着RNA的一条互补链的合成。通过转录编码成mRNA碱基序列的遗传信息由细胞的蛋白质合成机器翻译成一种特定的蛋白质。我们可以将遗传信息流图示如下：



任何时候，细胞的DNA中的多数信息都不表达，而是处于静止状态。你自己身体的不同类型的细胞就给这个生物学上不言而喻的道理提供了一个很好的说明。像我们本身这样一个复杂的有机体，虽有许许多多不同种类的细胞，但是除了生殖细胞外，它们全都含有基本一致的遗传信息贮存。肝脏或是神经系统的细胞，其DNA含量，从定量和定性的观点来看，都是同一的。然而，这两类细胞的代谢、结构和功能是多么不同！神经细胞沿着成为能够传导电脉冲的道路发育成熟。肝细胞则特化成为对消化道吸收的营养物质起作用的主要加工中心。神经细胞中的蛋白质与肝细胞中的蛋白质相比，在质上和量上都表现有许多的不同。区分肝细胞和神经细胞结构和代谢的最关键性的调控，涉及选择哪种遗传信息被转录和被翻译。详细地搞清楚基因表达的调控机理，是当今生物学的中心问题。关于基因表达问题的一个在思路上有巨大指导价值的理论性探讨是从对大肠杆菌

(即我们体内都有的生长于肠道下段的一种杆菌)的遗传学和代谢研究中发展起来的。因为大肠杆菌很容易生长，没有病原性，又是研究得很充分的，所以它是生物化学研究中应用最广泛的微生物之一。大肠杆菌的营养要求也简单，它能在含有无机盐和葡萄糖作为其碳源和能源的简单培养基上生长得又快又好。可是，如果将葡萄糖换成乳糖，生长即变慢，以至停顿下来。但是这种休止并不是永久的。经过几分钟的停滞之后，大肠杆菌开始生长了，它“适应”了利用乳糖作为能源和碳源以进行代谢。将“适应的”和“未适应的”大肠杆菌进行比较生化的分析，表明它们在对乳糖的通透性以及对乳糖的处理方面，有着显著的差异。已适应的细胞，乳糖很容易穿透进去，而未适应的细胞则很难透入。乳糖属于叫做 $\beta$ -半乳糖苷的一族化合物，在已适应的细胞的酶中，我们可以找到 $\beta$ -半乳糖苷酶，这在未适应的细胞中是没有的。 $\beta$ -半乳糖苷酶催化乳糖进行水解性的裂解，变成它的更简单的组成单位半乳糖和葡萄糖。由于大肠杆菌可利用这两者作为能源和碳源，所以能够生长。显然，在转变成适应型的过程中，大肠杆菌改变了它的代谢能力，以适合于环境的变化。现在让我们更深入地谈谈这种适应作用的本质。

在适应过程中，大肠杆菌的细胞内出现了一种新的酶，即 $\beta$ -半乳糖苷酶，并且细胞膜也发展出一种能使乳糖穿入细胞的 $\beta$ -半乳糖苷通透酶。 $\beta$ -半乳糖苷酶和 $\beta$ -半乳糖苷通透酶的产生，是由培养基中有乳糖或者（就此种情况而言）几乎任何类型的半乳糖苷的存在所触发的。像 $\beta$ -半乳糖苷这样一些能够启动一种特定类型蛋白质合成的化合物就叫做诱导物。这种由诱导物启动一种特定蛋白质合成的诱导现象，并不限于大肠杆菌中乳糖代谢的酶。我们知道有许多别的物质能在其它类型的细胞中，作为别种类型蛋白质合成的诱导

物。举一个例子，著名的有蜡状芽孢杆菌 (*Bacillus cerus*)，当暴露在一种抗菌素——青霉素中，就制造一种叫青霉素酶的酶。这种酶能使青霉素降解，从而保护了细菌免遭抗菌素的毒害。

另一方面，我们还知道一些例子，即一种物质在环境中的存在，能特异性地阻止细胞制造某些蛋白质。将大气中的氮转变成氨称为固氮作用。某种类型的细菌和一些蓝绿藻能够进行固氮作用。在细菌中，巴氏芽孢梭菌 (*Clostridium pasteurianum*)就是一个例子。在没有氨存在时，这种微生物就制造出能将氮转变成氨的固氮作用所需要的酶。然而，当巴氏芽孢梭菌在有氨存在下生长时，就不再制造固氮作用所需的酶了。就是说氨可阻遏固氮酶的合成。有许多细胞代谢阻遏作用的例子。在这些例子中我们看到代谢途径的产物可以阻遏那些能催化此途径中反应的酶类的合成。

原核生物（如大肠杆菌）系统中的诱导作用和阻遏作用的分子基础，首先由杰出的法国分子生物学家 François Jacob 和 Jacques Monod 提出的基因表达和调控的理论所概括。他们在 1961 年宣称，诱导和阻遏都是在信息流的转录水平上操纵的。诱导物促进细胞 DNA 的一个区段 转录出 mRNA 的一条互补链。这条 mRNA 由此与核糖核蛋白体及 tRNA 结合，以指导一种特定蛋白质或一组蛋白质的合成。相反地，阻遏物的作用是阻止为指导一种蛋白质或一组蛋白质合成所必需的 mRNA 的转录。

通过诱导和阻遏来调控基因表达，有赖于三种基因，即操纵基因、调节基因和结构基因的相互作用。这些基因组织成小集团，称为操纵子。每一操纵子包含一个操纵基因，后面跟着一个或几个结构基因。操纵基因的作用像是一个开关，开放或关闭位于操纵子其余部分的结构基因的转录。每

一个结构基因都含有供某一特定肽链合成所需的信息。操纵基因是否容许其操纵子上的结构基因进行转录，决定于它的位于染色体上其它部位的特定的调节基因的活性。调节基因可制造阻遏物。由特定调节基因制造的阻遏物能够很强烈地与一特定操纵子的操纵基因结合。操纵基因与其阻遏物结合，可以闸住整个操纵子的转录。这种结合是否真正发生和持续下去，取决于阻遏物处于活性状态还是处于非活性状态。据信，许多阻遏物能被可能存在于细胞内的或自细胞外引入的其它分子所激活。另一些阻遏物被认为可因某些称为诱导物的分子的存在而变成无活性的（图9.1）。

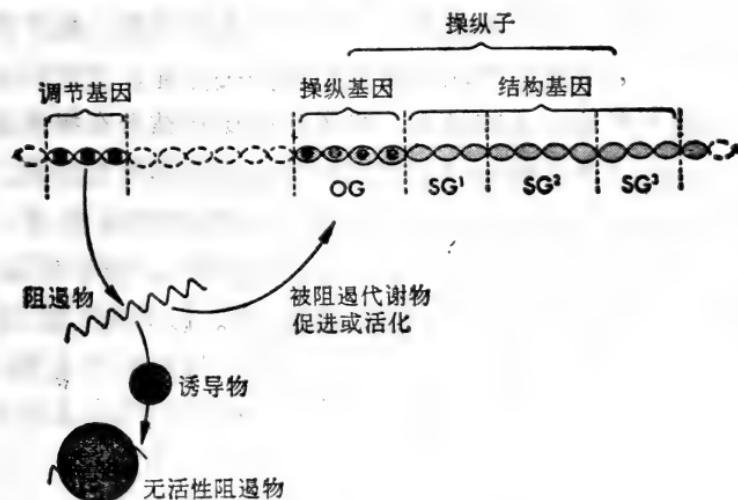


图9.1 基因表达的调控

在Jacob和Monod发表了他们的操纵子学说用以解释大肠杆菌的乳酸代谢以后，这些年来，生物化学的研究已证实了他们的基本假说，并且阐明了一些重要的新的特点。乳糖操纵子（通常称为lac操纵子）及其调节基因的产物已被分离和定征。在这个操纵子中已经鉴定出了五个基因位点。这些位点中有三个是结构基因，它们是给 $\beta$ -半乳糖苷酶、 $\beta$ -

半乳糖苷通透酶和一种蛋白质编码的。这另一种蛋白质是转乙酰基酶，它在乳糖代谢中起什么作用尚不清楚，但确是依附在一起的。除了结构基因以外，这个操纵子还有两种另外的功能，它含有一个启动子和一个操纵基因。位于操纵子开端的启动子的部位，正是RNA聚合酶在该处结合以开始由操纵子转录信使RNA的地点。紧接启动子而定位的是操纵基因，一个司闸者，它决定RNA聚合酶是否能够转录操纵子的结构基因。结合了阻遏物分子的操纵基因，则封闭操纵子的闸门，使其不能转录。阻遏物是一些蛋白质，其序列是由调节基因编码的。每种类型的阻遏物都具有一种使其在活性形式时能够与特定操纵基因结合的氨基酸顺序。如果有诱导物存在，即可与阻遏物结合并使其失去活性。失活的阻遏物就不能与其操纵基因结合，或不再能保持结合在操纵基因之上了；于是，诱导物通过使阻遏物失去活性而开动基因。通过采用生物化学技术，已经能够将lac阻遏物分离出来。它是一种中等大小的蛋白质（分子量148,000），非常牢固地结合在乳糖操纵子DNA的操纵基因区段。以分离的阻遏物和lac操纵子DNA所做的体外研究表明，加入 $\beta$ -半乳糖苷，可以改变阻遏物的构象，使之不能与lac操纵子DNA结合。

### 代谢水平上的调控

对细胞代谢能力的根本性决定诚然是在指令的水平上作出的。然而，像细胞代谢这样复杂的动力学过程，还需要一些比酶合成更及时的调控作用。正像人们不能时时刻刻单靠减掉一些或加上一些汽缸的方法来控制汽车的速度一样，也不能时时刻刻利用增加或减少一些酶的方法来控制细胞代谢。为了实现细胞代谢必需的附加的调节作用，生命系统进

化出一套有效的生化制动闸和加速器。

在代谢水平上的调节作用是通过底物的可利用性、蛋白质结构的改变、分室化的间隔布局，以及种种影响酶活性的激活作用和抑制作用而实现的。在第五章我们看到过个别酶促反应的速度受底物可利用性的影响。相似地，细胞在其环境中所能觅取到的或内部生成的底物数量，对其代谢有深刻的影响。巴斯德效应——氧在节省葡萄糖方面的效应——或许可以作为一个足能说明的例证。还记得，在无氧条件下，酵母细胞通过发酵消耗相当大量的葡萄糖。然而在供给氧时，细胞突然降低其发酵活性，并且转入呼吸——一种更有效的产生能量的途径。引入氧气的结果是，酵母细胞的代谢起了深刻的变化。由于发酵活性的降低，由发酵产生的中间产物的供应也就减少。这样就会降低利用发酵中间物作为底物的那些反应途径的活性。另一方面，呼吸活动时，Krebs循环的运转就会使得有新的底物可以利用。由此，打开了另一些反应途径。很清楚，底物的有效性在指导细胞代谢方面起着重要作用。近些年来，人们的注意力已集中在蛋白质结构的改变对于控制代谢的重要性。

在第五章已经指出，一种代谢途径的终末产物往往能够抑制催化反应序列中第一步反应的酶。这可能是由于反应序列中的易受这类反馈控制的第一种酶含有另一个部位——变构部位。当终末产物，或因产生过多，或因利用过少，而造成浓度水平升高时，这种产物就与其生物合成途径的第一种酶的变构部位结合。这种结合引起酶结构的改变而使其催化活性降低。结果终末产物就较少生成了。曾经研究和鉴定了许多藉终末产物抑制作用而达到调控目的的例子。其中研究得最清楚的是氨基酸合成领域中的一些工作。氨基酸合成中这种现象的普遍性，通过对生长在不同条件下的细菌

的氨基酸生成进行比较而观察出来。细菌生长在只含无机盐和葡萄糖的培养基中时，能够合成全部20种氨基酸。然而当转移到含有全部20种氨基酸的培养基中时，其产生氨基酸的作用实际上是停止了。这类反馈抑制，在增加细胞代谢效率上的实用效果是很明显的。它可以使细胞在已有足够数量的物质满足当前需要时，免于花费能量和材料去产生这种物质。

酶活性受小分子物质的控制不仅限于氨基酸生物合成领域。许多能量代谢中的关键反应也是处于一种反馈类型的控制之下的。在这种控制中，某些关键代谢物的相对浓度起着调节作用。在考虑产能代谢的调控时，人们可以从因果关系预期到，它受高水平ATP的抑制。同样可以合乎逻辑地设想，低水平ATP和高水平的ADP或AMP会刺激能量的产生。这恰好是实验上所发现的事实。如图9.2所概括的，AMP（或在一些细胞中是ADP）藉激活磷酸化酶而增加糖原降解的速度。由此产生的1-磷酸葡萄糖的利用，也由于AMP同时激活了磷酸果糖激酶和异柠檬酸脱氢酶而被促进。磷酸果糖激酶控制糖原酵解的速度，而此酶的激活则加速6-磷酸葡萄糖通过糖酵解反应的通路。异柠檬酸脱氢酶（Krebs循环中的一种酶）的激活，可增加该循环活动的速率。这样可造成电子传递和伴随的氧化磷酸化的加强。氧化磷酸化消耗ADP或AMP而产生ATP。当ATP水平升高时，它可降低柠檬酸合成酶对乙酰CoA的亲和力。这自然就会降低乙酰CoA形式的碳进入Krebs循环的流量。结果是电子传递和ATP生成过程的氧化磷酸化降低。ATP和AMP的这些调节功能的生化研究表明，它们与先前讨论中谈及的通过终末产物抑制的反馈控制相似，是由变构效应介导的。

非变构性相互作用引起的蛋白质结构的改变，也可用于

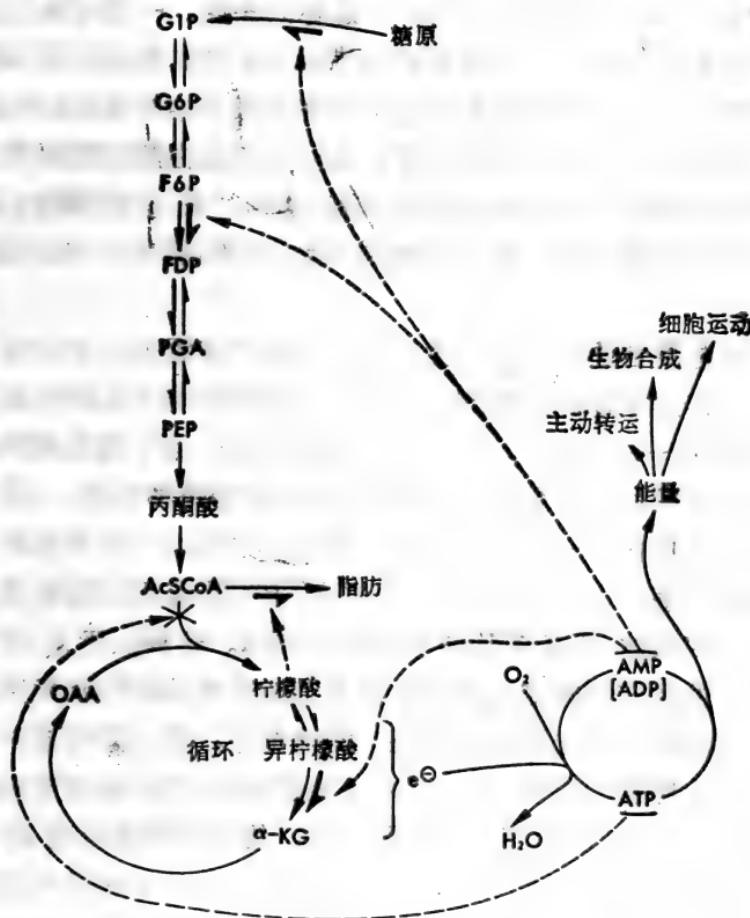


图9.2 能量代谢的控制。〔引自D.E.Atrinson博士的一次谈话，同意转载〕缩写词为：AcSCoA=乙酰辅酶A； $\alpha$ -KG= $\alpha$ -酮戊二酸；1AMP=一磷酸腺苷；ADP=二磷酸腺苷；ATP=三磷酸腺苷；GIP=1-磷酸葡萄糖；G6P=6-磷酸葡萄糖；F6P=6-磷酸果糖；FDP=二磷酸果糖；PGA=3-甘油醛磷酸；PEP=磷酸烯醇丙酮酸；OAA=草酰乙酸

调控和指导细胞代谢。有些酶通常在经结构上的修饰而被激活之前是无功能的。在消化酶中可以找到例证。在哺乳类，例如人类中，促使蛋白质在小肠中降解的酶是由胰腺细胞以无活性形式制造出来的。这些无活性形式的蛋白水解酶（例

如胰蛋白酶和胰凝乳蛋白酶），总称为酶原。一旦分泌到肠道，酶原就通过结构改变而转变成活性形式。结构的修饰作用包括了几个特殊氨基酸被原先存在于肠道中的有活性的蛋白水解酶除掉。由此，胰凝乳蛋白酶原和胰蛋白酶原便分别被活化成为胰凝乳蛋白酶和胰蛋白酶。这样一来，这些蛋白水解酶的破坏性潜力就不致于施加到产生它们的那些敏感细胞身上了。

有些复合蛋白质的活性，是通过调节其组分（多肽链）的缩合作用而加以调控的。肝细胞和肌肉细胞中贮存的能源——糖原——的降解，是由磷酸化酶引起的，这个酶是由四条多肽链组成的复合蛋白质。磷酸化酶存在着两种形式：一是无活性的二聚体，一是有活性的四聚体。二聚体（两条多肽链）的磷酸化酶b，可以通过一种需要ATP的酶促反应转变成有活性的四聚体（四条多肽链）的磷酸化酶a。这种从无活性形式到活性形式的转变，能够由激素通过改变cAMP水平来调控。在应激（例如恐惧或愤怒）的情况下，肾上腺释放一种叫做肾上腺素的激素，它在肝内可促进磷酸化酶b转变成磷酸化酶a。这样就使糖原降解作用增强，终于导致额外葡萄糖（一种容易利用的能源）释放到血流中。在这个例子中我们可以看到代谢的激素调控，此种调控可使动物能更为迅速地进行“搏斗或逃逸”。

先前已经指出，细胞并不是酶和底物杂乱无章地凑在一起堆集而成的。酶是按照功能界线和分室化而组建的。这种分室的间隔布局无疑地在细胞代谢的调节中起着作用，由于催化一系列有关的反应的酶彼此相邻地集合在一起，而使产物和底物的有序地及有效地产生和利用更为便利。以Krebs循环为例，循环中一种酶的产物恰是下一种酶的底物，这是通过将它们包容在线粒体之内才得以实现的。

必须记住，细胞本身即是一个小室。它包围着一层半透膜，其功用是作为细胞和环境之间的一个选择性的屏障。细胞膜通过纳入一些物质和排除另一些物质，在调节细胞代谢方面起着重要作用。日益增多的证据表明，细胞膜在纳入和排出物质中的作用是动态的，而不仅仅是被动的屏障。我们已知，在大肠杆菌的乳糖代谢中业已证明，细胞膜具有叫做通透酶的载体系统，它们可以特异地主动摆渡某些物质穿过细胞膜而进入细胞。我们知道细胞膜能主动地参与对细胞离子环境的控制。我们身体的细胞选择性地积累一定水平的钾离子而排除钠离子。它们能做到这一点是由于细胞膜上含有载体系统，能够将钠从细胞中除去并排放到周围介质中去，甚至在细胞外边钠浓度比细胞内浓度高时也如此。它们依靠利用ATP的能量就能够完成这一工作。我们还知道，在胰岛素的作用下，某些哺乳动物细胞对葡萄糖的通透性增加。这种促进像葡萄糖这样的关键性代谢物进入细胞的作用，当然可对细胞以及机体产生深刻的影响。虽然我们还不能确切地说出，细胞膜在胰岛素对糖代谢的激素性调节中是如何起介导作用的，但它的参与是确定无疑的。

## 小 结

代谢水平上的调控，并不需要代谢机器的大拆大卸和全部重新组装，只要进行暂时性的加速或减速就可以了。这种调控迅速而灵敏。酶的抑制，酶的激活，或新底物的利用等对代谢的效果，几秒钟即可看到。信息水平的调控虽然灵敏，但见效较慢。酶合成的诱导或阻遏至少要几分钟，有时要几小时才能见效。

无论是在指令水平上的，还是在代谢水平上的调控，都是



S0015429

适应性的。细菌与一种新的酶破坏这种抗性。当把耐组氨酸的细胞置于含有组氨酸的培养基中，这种细胞就立即停止其对这种氨基酸的合成作用。在无氧条件下发酵葡萄糖的酵母细胞，当暴露在氧气中时，则迅速从发酵转变为呼吸——一种更有效的过程。这些不胜枚举的例子，都指明了调控机理的适应性本质。像所有的生命过程一样，它们已经通过进化而发育成型，使机体能够利用并适应于变化着的环境。

### 推荐读物

- Conn, Eric E., and Paul K. Stumpf. *Outlines of Biochemistry* (生物化学大纲), 4 th ed. New York: John Wiley and Sons, 1976. 一本关于生物化学的简洁而全面的导论。
- De Robertis, E. D. P., Francisco A. Saez, and E. M. F. De Robertis. *Cell Biology* (细胞生物学), 6 th ed. Philadelphia: W. B. Saunders, 1975. 一本古老而可靠的书的最新版本和现代化版本。
- Giese, Arthur C. *Cell Physiology* (细胞生理学), 4 th ed. Philadelphia: W. B. Saunders, 1973. 关于细胞生理学方面的一本最好的普通教科书。
- Lehninger, Albert L. *Biochemistry*, (生物化学) 2nd ed. New York: Worth Publishers, 1975. 一本叙述流畅和图解清晰的综合性的生物化学教科书。
- Morrison, Robert T., and Robert N. Boyd. *Organic Chemistry*, (有机化学), 3rd ed. Boston: Allyn and Bacon, 1973. 一本出色的教科书, 写得极好, 其深度尚适中, 易于为中年级大学生理解。
- Pimentel, George C., and Richard D. Spratley. *Understanding Chemistry* (理解化学), San Francisco: Holden-Day 1971. 一本清楚而严谨的化学教科书。以丰富的想像力和有趣的举例而著称。
- Ponnamperuma, Cyril. *The Origins of Life* (生命的起源). London: Thames and Hudson Ltd., 1972. 本书由一位最有发言权的和领先的研究者执笔撰写, 内容生动而富创见。

北京植物所

23849

58.1573

552

王维球 85.7.19

58.1573  
552

### 注 意

- 1 借书到期请即送还。
- 2 请勿在书上批改圈点，  
折角。
- 3 借去图书如有污损遗失  
等情形须照章赔偿。  
*23849*

京卡0701

统一书号：13031·2  
定 价：0.90

本社书号：3673·13-10

科技新书目：79-40

